

LES STRATÉGIES D'ADAPTATION VITALE CHEZ LES
BREBIS DU MOUFLON D'AMÉRIQUE (*OVIS CANADENSIS*): LA
REPRODUCTION EN FONCTION DE L'ÂGE

par

Céline Bérubé

thèse présentée au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, mars 1997



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions et
services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file - Votre référence

Our file - Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-35758-9

SOMMAIRE

Les théories sur les stratégies d'adaptation vitale prédisent comment les organismes devraient se reproduire tout au long de leur vie afin de maximiser leur valeur sélective. Elles tiennent compte des compromis que doivent subir les organismes face aux coûts de la reproduction et en décrivent les effets sur les différentes composantes de la valeur sélective des organismes. Certains concepts fondamentaux des stratégies d'adaptation vitale ont été étudiés dans le contexte de ce travail: la sénescence reproductive, l'effort de reproduction à la fin de la vie et les facteurs intrinsèques affectant la chronologie des mises bas en fonction de l'âge. Les deux premiers concepts ont été testés à l'aide de données recueillies à long terme (plus de 15 ans) sur des brebis du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), marquées individuellement, et des données récoltées à court terme (3 ans) ont servi à examiner la chronologie des naissances.

La sénescence reproductive s'est manifestée par une diminution de la production de jeunes chez les brebis de 14 ans et plus. Cette réduction du potentiel de reproduction faisait suite à une perte de masse corporelle qui débutait après l'âge de 10 ans. Les brebis qui survivaient assez longtemps pour atteindre la sénescence reproductive étaient de meilleure qualité que celles qui mouraient avant l'âge de 11 ans. Cette différence en qualité s'est révélée par une masse corporelle supérieure et un plus grand nombre d'agneaux produits au début de la vie chez les brebis qui ont vécu longtemps. La masse corporelle peut donc prédire le potentiel de longévité et de succès reproducteur des brebis du mouflon d'Amérique.

La plupart des théories sur l'effort de reproduction prédisent qu'il devrait augmenter à la fin de la vie, lorsque la probabilité de survie et la valeur résiduelle de reproduction diminuent en fonction de l'âge. Contrairement à ces prédictions théoriques, les brebis sénescences faisaient preuve d'une diminution d'effort de reproduction à la fin de leur vie. Le rapport de masses "jeune / mère" au sevrage diminuait en fonction de l'âge, car les agneaux (progénitures mâles)

nés de vieilles brebis étaient plus légers au sevrage que ceux de brebis d'âge moyen. Puisque les dates de naissance étaient indépendantes de l'âge maternel, la plus petite masse au sevrage des agneaux nés de vieilles brebis n'était pas due à une naissance plus tardive. Il est vraisemblable que les brebis sénescences subissent des contraintes affectant leur capacité d'allaiter des agneaux adéquatement pendant l'été. De plus, la proportion d'agnelles sevrées augmentait avec l'âge, ce résultat étant plus prononcé chez les vieilles brebis. Puisque les agnelles sont moins coûteuses à élever, il est possible qu'un mécanisme influençant le rapport des sexes lors de la fécondation existe chez les vieilles brebis. Ce changement du rapport des sexes en fonction de l'âge pourrait également expliquer pourquoi le succès au sevrage, chez les brebis sénescences qui mettent bas, est égal à celui des brebis plus jeunes.

Les coûts de la reproduction se sont traduits par un retard de la mise bas chez les brebis qui avaient sevré un jeune l'été précédent, comparativement à celles qui avaient été sèches ou qui avaient perdu leur jeune à la naissance. Bien que la date de mise bas soit indépendante du sexe du fœtus, elle était toutefois en relation négative avec la masse des brebis l'automne précédent; ainsi, les brebis qui étaient plus lourdes avant le rut mettaient bas plus tôt l'été suivant.

Les différentes facettes de ce projet de recherche ont réussi à réconcilier des concepts qui sont associés à la reproduction à la fin de la vie chez les brebis du mouflon d'Amérique et qui sont très difficiles à tester chez les grands mammifères. Les résultats contribuent à expliquer l'influence relative de certains facteurs au niveau du succès reproducteur des femelles et ils servent d'introduction pour une suite d'études qui pourront être axées sur l'importance des différences individuelles dans la détermination de la valeur sélective.

REMERCIEMENTS

Un témoignage de reconnaissance particulière est rendu à mon directeur de recherche, Marco Festa-Bianchet: son aide continuelle et son appui constant m'ont permis de mener à terme les différentes étapes de ce projet. Les conseils et les suggestions de Don Thomas, de Bill Shipley et d'Anne Marie de Passillé m'ont également été très utiles. D'autres personnes ont aussi contribué au progrès de mes travaux: Cyrille Barrette et François Messier, examinateurs externes lors des étapes d'évaluation; Jean-Michel Gaillard et Wendy King, critiques de l'un de mes manuscrits.

Par ailleurs, ce travail n'aurait pu être réalisé sans la contribution de toutes les personnes qui ont participé à la collecte de données à Ram Mountain (depuis 1972) et à Sheep River (depuis 1981). Je suis très reconnaissante à Jon Jorgenson, du Department of Environmental Protection (Alberta), de m'avoir prêté la banque de données de Ram Mountain. Merci également aux personnes qui m'ont beaucoup aidée pendant mes étés de terrain en Alberta: Natalie Thor, Christine Portier, Stéphane Demers, Hugo Gherbavaz, Marc Bélanger. En outre, de sincères remerciements sont adressés aux étudiants du laboratoire d'écologie qui ont rendu mon séjour à l'Université de Sherbrooke fort agréable et stimulant.

Finalement, je reconnais de manière formelle le soutien financier accordé, tout au long de la réalisation de ce projet, par les organismes suivants: le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNGC): bourse en sciences et en génie 1967; les Fonds pour la Formation de chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR) (Québec): bourse Québec-Acadie; l'Université de Moncton: bourse d'études de troisième cycle. De plus, le projet a été subventionné par des octrois provenant du CRSNGC et des Fonds FCAR (accordés à M. Festa-Bianchet); par des fonds attribués par l'Alberta Recreation, Parks and Wildlife à M. Festa-Bianchet et à J. Jorgenson; par des contributions financières de la Foundation for North American Wild Sheep et du ministère Fish and Wildlife (Alberta), allouées à J. Jorgenson.

Cette thèse est dédiée à ma famille.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES SYMBOLES	xiii
DÉFINITIONS	xiv
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES	xviii
CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Principes théoriques des stratégies d'adaptation vitale	1
1.2 Approches utilisées pour mesurer les coûts et les compromis associés à la reproduction	3
1.3 Les variations individuelles	7
1.4 Les stratégies d'adaptation vitale chez les grands mammifères	9
1.5 Objectifs généraux	10
1.5.1 Sénescence reproductive	10
1.5.2 Effort de reproduction	11
1.5.3 Chronologie des naissances	12
CHAPITRE 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES	14
2.1 Espèce étudiée	14
2.2 Populations et aires d'étude	15

2.2.1 Ram Mountain	15
2.2.2 Sheep River	18
2.3 Définitions	19
2.3.1 Causes de mortalité	19
2.3.2 Succès reproducteur	19
2.4 Ajustement des masses corporelles	20
2.4.1 Les brebis	20
2.4.2 Les jeunes	21
2.5 Analyses statistiques	22
CHAPITRE 3 - RELATIONS ENTRE LA QUALITÉ INDIVIDUELLE, LA SÉNESCENCE REPRODUCTIVE ET L'EXPRESSION DES COÛTS DE LA REPRODUCTION	24
3.1 Introduction	24
3.1.1 Principes théoriques	24
3.1.2 Compromis entre la reproduction au début de la vie, la reproduction à la fin de la vie et la longévité	29
3.1.3 Effet de la masse corporelle	31
3.1.4 Patrons individuels	34
3.1.5 Densité de population	35
3.2 Objectifs et hypothèses	36
3.2.1 Objectifs	36
3.2.2 Probabilité de survie et fécondité en fonction de l'âge	36

3.2.2.1 Probabilité de survie	36
3.2.2.2 Fécondité	37
3.2.3 L'influence de la reproduction au début de la vie sur la longévité	38
3.2.4 Influence de la masse corporelle	39
3.3 Matériel et méthodes	40
3.3.1 Approches statistiques	40
3.3.1.1 Reproduction	40
3.3.1.2 Analyses de masse corporelle	42
3.3.1.2.1 Ajustement des masses	42
3.3.1.2.2 Masse des brebis en fonction de l'âge	42
3.4 Résultats	43
3.4.1 Succès reproducteur des brebis en fonction de leur âge	43
3.4.2 Reproduction à la fin de la vie en fonction de la reproduction au début de la vie	46
3.4.3 Longévité en fonction de la reproduction tôt dans la vie	50
3.4.4 Longévité et succès reproducteur total	50
3.4.5 Masse corporelle et longévité	54
3.4.6 Masse corporelle des brebis en fonction de l'âge	54
3.5 Discussion	61
3.5.1 Sénescence reproductive et perte de masse corporelle chez les vieilles brebis	61
3.5.2 Relations entre la reproduction au début de la vie, la reproduction à la	

fin de la vie et la longévité	64
3.5.2.1 Relation avec la masse corporelle	64
3.5.2.2 Stratégies dépendantes de la condition	66
3.5.3 Coûts associés à la masse corporelle	70
3.5.4 Succès au sevrage chez les vieilles brebis	71
CHAPITRE 4 - L'EFFORT DE REPRODUCTION EN FONCTION DE L'ÂGE	74
4.1 Introduction	74
4.1.1 Approches utilisées pour mesurer l'effort de reproduction	74
4.1.2 Variations dans l'effort de reproduction en fonction de l'âge	76
4.1.3 Densité de population	79
4.1.4 Objectifs et hypothèses	80
4.1.4.1 Rapports de masses	80
4.1.4.2 Rapports de taux d'accumulation de masse corporelle	81
4.1.4.3 Rapports des sexes en fonction de l'âge	81
4.2 Matériel et Méthodes	82
4.2.1 Masse corporelle	82
4.2.1.1 Rapports de masses	82
4.2.1.2 Densité de population	84
4.2.1.2.1 Contrôle de la relation entre la forte densité de population et la présence de vieilles brebis dans la population	84
4.2.1.2.2 Contrôle des effets de la densité sur la masse des jeunes.	85

4.2.1.3 Sexe du jeune	85
4.2.1.4 Contrôle de l'échantillonnage répété	86
4.2.1.5 Analyses statistiques	86
4.2.2 Rapports des sexes des progénitures	86
4.3 Résultats	87
4.3.1 Rapports de masses et de taux d'accumulation de masse	87
4.3.1.1 Rapports de masses le 15 septembre	87
4.3.1.1.1 Résultats de l'ANCOVA des rapports de masses en septembre	89
4.3.1.1.1.1 Effet de la covariable dans l'ANCOVA des rapports de masses	89
4.3.1.1.1.2 Effet du facteur "sexe du jeune" dans l'ANCOVA des rapports de masses	89
4.3.1.1.1.2.1 Isolement des variables "masse du jeune" et "masse maternelle" en fonction du facteur "sexe du jeune"	89
4.3.1.1.1.3 Effet du facteur "âge des brebis" dans l'ANCOVA des rapports de masses	91
4.3.1.1.1.3.1 Isolement des variables "masse du jeune" et "masse maternelle" en fonction du facteur "âge des brebis"	91
4.3.1.1.1.4 Interaction entre les facteurs "âge des brebis" et "sexe du jeune" dans l'ANCOVA des rapports de masses	92
4.3.1.1.1.4.1 Isolement des rapports pour l'interprétation de l'interaction	92
4.3.1.1.1.4.2 Isolement des variables "masse du jeune" et "masse maternelle" pour l'interprétation de l'interaction entre les rapports de masses	97
4.3.1.1.1.4.2.1 Interprétation	97

4.3.1.1.2 Régressions multiples	98
4.3.1.1.3 Effort de reproduction en fonction de la longévité	101
4.3.1.2 Rapports de masses en juin et rapports de taux de croissance	102
4.3.1.2.1 Rapports de masses en juin	102
4.3.1.2.2 Rapports de taux de croissance	102
4.3.1.3 Comparaisons de rapports de masses entre 6 et 10 ans avec ceux de 11 ans et plus, pour les brebis à longévité importante	104
4.3.2 Sexe des progénitures	107
4.3.2.1 Sexes des jeunes en fonction de l'âge maternel	107
4.3.2.2 Nombre de jeunes sevrés	107
4.3.2.3 Variations au cours de la vie dans le rapport des sexes parmi les progénitures des brebis à longévité importante	109
4.3.2.4 Nombre de jeunes de sexe inconnu	109
4.4 Discussion	109
4.4.1 Rapports de masses	110
4.4.2 Rapports des sexes	116
4.4.3 Impact de l'effort de reproduction sur le succès reproducteur des brebis	120
CHAPITRE 5 - ÂGE DES BREBIS ET AUTRES FACTEURS AFFECTANT LA CHRONOLOGIE DES NAISSANCES	122
5.1 Introduction	122
5.1.1 Principes théoriques	122
5.1.2 Objectifs et hypothèses	126

5.1.2.1 Objectifs	126
5.1.2.2 Hypothèses	127
5.2 Matériel et méthodes	129
5.2.1 Estimation des dates de naissance	129
5.2.2 Analyses statistiques	130
5.2.2.1 Transformation des dates de naissance	131
5.2.2.2 Masses des brebis et des jeunes	135
5.2.2.3 Âge des brebis	136
5.2.2.4 Test post-hoc	136
5.3 Résultats	136
5.3.1 Masse des jeunes au sevrage et taux de croissance estival en fonction de la date de naissance et de l'âge maternel	136
5.3.2 Dates de naissance en fonction de l'âge maternel et de la masse maternelle l'automne précédent	139
5.3.3 Date de mise bas en fonction du succès reproducteur antérieur	141
5.3.4 Survie des jeunes	144
5.4 Discussion	145
5.4.1 Variations inter-annuelles	146
5.4.2 Facteurs intrinsèques maternels	147
5.4.3 Coûts de la reproduction	150
5.4.4 Coûts différentiels en fonction du sexe du jeune	150

5.4.5 Croissance compensatrice	153
CHAPITRE 6 - DISCUSSION GÉNÉRALE	156
6.1 Synthèse des résultats	156
6.2 Importance physiologique des différences en masse corporelle	159
6.3 Héritabilité des phénotypes	160
6.4 Corrélations environnementales	160
6.5 Portée des résultats	161
CONCLUSION	163
BIBLIOGRAPHIE	165

LISTE DES SYMBOLES

- *** : symbole démarquant une probabilité statistique significative (inférieure à 0,05)
- (*)** : symbole démarquant une probabilité statistique comprise entre 0,05 et 0,10.

DÉFINITIONS

Dans le contexte de ce document, le terme "**agneau**" désigne uniquement les progénitures mâles de moins d'un an et le terme "**agnelle**", les progénitures femelles de moins d'un an. Le mot "**jeunes**" est utilisé lorsque les agneaux et les agnelles sont considérés simultanément et l'expression "**jeunes d'un an**" désigne les progénitures (mâles et femelles) ayant survécu à leur premier hiver et recensées au printemps suivant.

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 3

- 3.1 Proportion des brebis qui mettent bas au printemps, en fonction des classes d'âge, pour la population de Ram Mountain, de 1975 à 1995. L'échantillon total est de 249 brebis. 45
- 3.2 Modèles de régressions logistiques testant le succès reproducteur des brebis (an 2) en fonction de leur reproduction antérieure (an 1), de leur masse corporelle l'automne précédent (an 1), de la densité de population et de leur âge, pour les brebis de la population de Ram Mountain d'une longévité d'au moins 6 ans. Le facteur "âge linéaire" est le facteur "âge" isolé, tandis que le facteur "âge quadratique" représente le facteur "âge" à la deuxième puissance. Tous les modèles présentés sont significatifs ($P < 0,05$). 47
- 3.3 Régressions linéaires de la reproduction (nombre de jeunes) tôt dans la vie en fonction de la reproduction (nombre de jeunes) tard dans la vie, pour les brebis de Ram Mountain qui ont vécu au moins 8 ans et qui sont mortes de causes naturelles. 48
- 3.4 Comparaisons entre les taux de reproduction tôt dans la vie (de 2 à 7 ans) et les taux de reproduction tard dans la vie (8 ans et plus), pour les brebis de Ram Mountain qui ont atteint la sénescence reproductrice (longévité 11 ans et plus) et celles qui sont mortes avant d'atteindre la sénescence reproductrice (longévité de 8 à 10 ans). Les taux de reproduction représentent le nombre de mises bas par année, le nombre de jeunes sevrés par année et le nombre de jeunes survivant jusqu'à l'âge d'un an, par année. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type. 51
- 3.5 Comparaisons des masses moyennes le 15 septembre et le 5 juin entre les catégories d'âge, pour les brebis de Ram Mountain d'une longévité d'au moins 12 ans. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type et représentent la différence entre la masse moyenne de 11 ans et plus et la masse moyenne des plus jeunes âges (voir exempleⁱ). 60
- 3.6 Comparaisons des masses moyennes le 15 septembre et le 5 juin entre différentes catégories d'âge, pour les brebis de Ram Mountain avec

d'une longévité de 7 à 10 ans. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type et représentent la différence entre la masse moyenne des âges avancés et la moyenne des âges plus jeunes (voir exemple ⁱ).

62

CHAPITRE 4

- 4.1 Résultats des ANCOVA calculées sur l'ensemble des années (1975 - 1995) et sur les années à forte densité de population (1989 - 1995) pour les rapports de masses en septembre, les masses des jeunes en septembre et les masses des brebis en septembre. Ces analyses ont été effectuées en fonction de l'âge des brebis, du sexe de leur jeune et de la densité de population (intégrée comme covariée). 90
- 4.2 Résultats des comparaisons multiples Tukey pour les rapports de masses en septembre et les masses des jeunes en septembre, sur l'ensemble des années et pour les années à forte densité (1989-1995). Les moyennes diffèrent lorsque la statistique q est supérieure à la valeur théorique de $q_{0,05}$, pour les degrés de liberté indiqués. L'intervalle de valeurs pour $q_{0,05}$ à 120 et 60 degrés de liberté (pour $k = 6$ comparaisons) est de 4,096 - 4,163. 93
- 4.3 Régressions multiples vérifiant les effets de l'âge maternel, de la masse maternelle en septembre et de la densité de population sur la masse des jeunes au sevrage, de 1975 à 1995. Ces analyses n'incluent que les brebis âgées d'au moins 6 ans. 99
- 4.4 Régressions multiples vérifiant les effets de l'âge maternel et de la densité de population sur l'effort de reproduction, pour l'ensemble des années (de 1975 à 1995) et pour les années à forte densité (de 1989 à 1995). Ces analyses n'incluent que les brebis âgées d'au moins 6 ans. 100
- 4.5 Comparaisons de l'effort de reproduction entre les âges de 6 à 10 ans et 11 ans et plus, pour les brebis ayant vécu au moins 11 ans et mortes de causes naturelles. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type et les analyses ont été effectuées sur l'ensemble des années (1975-1995). 105
- 4.6 Comparaisons de l'effort de reproduction moyen (± 1 écart-type) que les brebis accordent aux agneaux et aux agnelles entre les âges de 6 à

10 ans et 11 ans et plus. Les analyses ont été faites sur l'ensemble des années (1975-1995).

106

CHAPITRE 5

5.1 Régressions multiples de la masse des jeunes au sevrage en fonction de leur date de naissance et de l'âge maternel, pour les années 1992, 1994 et 1995. Ces analyses ne considèrent que les jeunes dont la mère était âgée d'au moins 6 ans.

138

5.2 Régressions multiples des dates de mise bas en fonction de l'âge des brebis et de leur masse corporelle l'automne précédent, pour les années 1992, 1994 et 1995. Ces analyses ne considèrent que les brebis âgées d'au moins 6 ans.

140

5.3 Moyenne (± 1 écart-type) des dates de naissance centrées, en fonction du sexe du jeune et de l'âge des brebis, pour les années 1992, 1994 et 1995.

142

5.4 Moyenne (± 1 écart-type) des dates de naissance centrées des jeunes sevrés (année 2) en fonction du sexe du jeune sevré l'année précédente (année 1), pour les années 1992, 1994 et 1995 (les tailles d'échantillons apparaissent entre parenthèses).

143

LISTE DES FIGURES

- | | | |
|-----|--|----|
| 2.1 | Nombre de brebis âgées de 2 ans et plus dans la population de Ram Mountain, de 1975 à 1995. | 17 |
| 3.1 | Pourcentage des brebis qui mettent bas (A) et qui sèvent un jeune (B) en fonction de l'âge maternel dans la population de Ram Mountain, de 1975 à 1995. Les tailles d'échantillons apparaissent au-dessus de l'abscisse et les calculs en (B) excluent les brebis sèches. | 44 |
| 3.2 | Nombre de jeunes produits à partir de l'âge de 8 ans qui ont survécu jusqu'à un an, en fonction du nombre de jeunes produits entre 2 et 7 ans qui ont survécu jusqu'à un an, pour les brebis de Sheep River. La taille des points représente le chevauchement de données: en ordre de croissance de diamètre, les points représentent respectivement 1 donnée, 2 données, 3 données et 4 données, pour un échantillon total de 17 données. | 49 |
| 3.3 | Longévité des brebis en fonction du nombre de jeunes produits entre 2 et 7 ans, pour les brebis de Ram Mountain (A) et en fonction du nombre de jeunes produits entre 2 et 7 ans qui ont survécu jusqu'à un an, pour les brebis de Sheep River (B). Ces analyses ne considèrent que les brebis d'une longévité d'au moins 8 ans. La taille des points représente le chevauchement de données: en ordre de croissance de diamètre, les points représentent respectivement 1 donnée, 2 données, 3 données, 4 puis 6 données, pour un échantillon total de 41 données en (A) et 17 données en (B). | 52 |
| 3.4 | Pourcentage de brebis dans les catégories de longévité de 8 à 10 ans (colonnes blanches) et 11 ans et plus (colonnes rayées) en fonction du nombre de jeunes produits entre les âges de 2 et 7 ans. Vingt et une brebis ont été échantillonnées pour chacune des catégories de longévité. Le nombre de brebis (parmi les 21 échantillonnées pour chaque catégorie) qui ont produit respectivement 4, 5 ou 6 jeunes au début de leur vie apparaissent au-dessus de chaque colonne. Les différences significatives entre les paires de colonnes sont indiquées par un astérisque (se référer au texte). Cette analyse ne considère que les brebis de Ram Mountain. | 53 |
| 3.5 | Succès reproducteur total des brebis de Ram Mountain, mesuré en fonction du nombre de jeunes produits (A), sevrés (B) et survivant | |

jusqu'à l'âge d'un an (C), en fonction de la longévité des brebis. Quarante-vingt-quatre brebis ont été échantillonnées pour chaque graphe.	55
3.6 Longévité en fonction de la masse corporelle moyenne le 15 septembre calculée entre les âges de 4 et 7 ans, pour les brebis de Ram Mountain ayant vécu au moins 8 ans.	56
3.7 Patrons individuels de la masse corporelle le 15 septembre en fonction de l'âge: (A) brebis 21i, encore vivante à 17 ans; (B) brebis 7g, morte à 17 ans; (C) brebis 7i, morte à 16 ans; (D) brebis 22j, morte à 15 ans; (E) brebis 11i, morte à 14 ans; (F) brebis 16m, encore vivante à 13 ans. La discontinuité des courbes pour certaines brebis est due à un manque de données pour certaines années.	58
3.8 Changements annuels de masse corporelle le 15 septembre (A) et le 5 juin (B), pour les brebis de la population de Ram Mountain d'une longévité d'au moins 10 ans. La taille des échantillons apparaît au-dessus de chaque colonne.	59
4.1 Masse corporelle ajustée au 15 septembre pour les agneaux (A) et agnelles (B) nés de brebis âgées d'au moins 6 ans, en fonction de la densité de population (nombre de brebis).	88
4.2 Interaction entre l'âge maternel et le sexe du jeune pour les rapports de masses le 15 septembre (masse du jeune / masse de la mère). Les agneaux sont représentés par des cercles et les agnelles, par des carrés. Les tailles d'échantillons apparaissent entre parenthèses; les moyennes ont été calculées pour les années 1975-1995 et sont accompagnées de ± 1 erreur-type.	94
4.3 Schémas des interactions d'ANCOVA du Tableau 4.1, pour les rapports de masses en septembre (A et B), les masses des jeunes en septembre (C et D) et les masses des brebis en septembre (E et F), en fonction de l'âge des brebis et du sexe de leur jeune. Les années 1989 à 1995 représentent les années à forte densité; les catégories 6-10 et 11+ dénotent les catégories d'âge des brebis. Les symboles d'inégalités dénotent les relations entre les moyennes telles que décrites par les comparaisons multiples de Tukey (Tableau 4.2). Les comparaisons multiples ont été effectuées pour départager les moyennes lorsque les interactions des ANCOVA du Tableau 4.1 étaient significatives.	95

- 4.4 Pourcentage d'agnelles sevrées en fonction de l'âge des brebis, pour les brebis de Ram Mountain âgées de 2 à 16 ans. Les tailles d'échantillons apparaissent au-dessus de l'abscisse et représentent le nombre de brebis ayant sevré un jeune de sexe connu. 108
- 5.1 Distribution des fréquences de dates de naissance des agnelles et des agneaux pour 1992 (A et B), 1994 (C et D) et 1995 (E et F). Ces données représentent les jeunes nés de brebis âgées de 6 à 10 ans (colonnes blanches) et ceux nés de brebis âgées de 11 ans et plus (colonnes rayées). Les intervalles de classes des histogrammes sont de 7 jours; l'abscisse représente les moyennes d'intervalles à toutes les 2 classes. Les brebis 5i, 12p et 40t avaient les mises bas les plus tardives parmi celles dont le sexe du jeune était connu. 132
- 5.2 Distribution des fréquences des dates de naissance centrées pour 1992, 1994 et 1995. Ces données représentent les jeunes (agneaux, agnelles et jeunes de sexe inconnu) nés de brebis âgées de 6 à 10 ans (colonnes blanches) et ceux nés de brebis âgées de 11 ans et plus (colonnes rayées). Les intervalles de classes de l'histogramme sont de 5 jours; l'abscisse représente les moyennes d'intervalles à toutes les 5 classes. Les brebis 40t, 12p, 5i et 19u avaient les mises bas les plus tardives. 134
- 5.3 Masse des agneaux (A) et des agnelles (B), ajustée au 15 septembre, en fonction de leur date de naissance. L'abscisse supérieure représente les valeurs transformées (\log_{10}) des dates de naissance, l'abscisse inférieure représente les dates de naissance rapportées à leurs valeurs originales. 137

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Ce chapitre présente d'abord les concepts généraux des stratégies d'adaptation vitale qui seront élaborés tout au long de ce document et ils seront accompagnés d'une description des principaux objectifs du projet de recherche. Des explications détaillées et des discussions sur chaque concept théorique étudié dans ce projet de recherche sont incluses dans les chapitres de résultats (chapitres 3 à 5) qui, eux, font suite à la section générale de matériel et méthodes (chapitre 2).

1.1 Principes théoriques des stratégies d'adaptation vitale

La valeur sélective ("fitness") possède plusieurs définitions, selon la méthode utilisée pour la mesurer. Roff (1992, p. 36) a déterminé deux grandes catégories de mesures de valeur sélective: "les mesures globales, qui intègrent toutes les interactions entre les traits d'histoire de vie, et les mesures locales, fondées sur la supposition que la maximisation d'une composante de la valeur sélective maximisera cette dernière." Le paramètre Malthusian, défini comme le taux d'accroissement d'un génotype dans une population (Fisher, 1958), est une mesure globale de valeur sélective. Une approche plus commune décrit la valeur sélective comme une variable relative, représentant le rapport entre le succès reproducteur d'un individu et le succès reproducteur moyen de tous les individus de la population. Chez les espèces eusociales (Jarvis *et al.*, 1994), où certains individus sont stériles et ne se reproduisent pas, la valeur sélective est plutôt calculée comme valeur "inclusive", c'est-à-dire à travers le succès reproducteur des parents ou des descendants apparentés (le succès reproducteur d'un individu stérile est donc calculé comme le nombre de frères ou sœurs, de cousins ou cousines). Étant donné que le taux d'accroissement d'un génotype et que la valeur moyenne du succès reproducteur d'une population sont très

difficiles à mesurer chez les grands mammifères vivant en liberté, le succès reproducteur total (le nombre de progénitures - génération F1 - qu'un individu produit tout au long de sa vie) peut être utilisé pour estimer la valeur sélective (Grafen, 1988).

La plupart des modèles de stratégies d'adaptation vitale sont calqués sur le modèle d'optimisation (Parker et Maynard Smith, 1990) et ils prédisent comment devrait varier la reproduction au cours des différentes étapes de la vie d'un organisme afin que sa valeur sélective soit maximisée. Parmi les mammifères, il existe une très grande diversité de stratégies d'adaptation vitale qui ont été sélectionnées en fonction des interactions survenant entre les génotypes, les phénotypes, les conditions environnementales, les comportements sociaux et les contraintes physiologiques (Partridge et Sibley, 1991). Les traits d'histoire de vie sont ces paramètres qui décrivent les stratégies d'adaptation vitale. Les mieux connus sont la longévité, la taille des portées, la taille des jeunes à la naissance et au sevrage, l'intervalle de temps entre les naissances, le sexe des jeunes, l'âge de première reproduction, l'effort de reproduction par rapport à l'âge et à la taille corporelle, le taux de croissance, la taille adulte, la probabilité de survie en fonction de l'âge et de la taille corporelle (Harvey *et al.*, 1989; Stearns, 1992; Berrigan *et al.*, 1993).

Des exemples contrastants de stratégies de reproduction sont la semelparité et l'itéroparité, ainsi que les stratégies de sélection r et K (Roff, 1992; Stearns, 1992). Des combinaisons particulières de traits d'histoire de vie sont associées à chacune de ces stratégies. Au niveau interspécifique, une petite taille corporelle, une courte espérance de vie et une fécondité élevée font partie des stratégies r , tandis que les qualités opposées caractérisent les espèces à stratégie K . Chez les organismes itéropares, la reproduction peut être étalée sur une échelle temporelle relativement longue, voire sur plusieurs années. Par ce fait, les individus qui échelonnent leur reproduction sur plusieurs années ont le potentiel de subir 1) des variations annuelles en condition corporelle (proportion de réserves adipeuses) ou en condition physiologique (état du système immunitaire ou état

des paramètres sanguins décrivant les carences alimentaires), associées entre autre au vieillissement ou à la reproduction, et 2) des variations environnementales (densité de population, climat, etc.) (Roff, 1992). Un aspect particulier des théories de stratégies d'adaptation vitale est donc l'étude des changements, en fonction de l'âge, que subissent des paramètres tels que la probabilité de survie, la fécondité, la condition corporelle ou l'effort de reproduction; ces paramètres devraient, au cours de la vie des individus, affecter leur potentiel de reproduction (Fisher, 1958) et par conséquent leur succès reproducteur. Il existe aussi des modèles qui prédisent ces mêmes paramètres en fonction du climat et de l'abondance alimentaire (Boyce et Perrins, 1987) ou encore par rapport à la densité de population (Charlesworth, 1980).

Dans toute population, il existe des variations génétiques du succès reproducteur total parmi les individus (Clutton-Brock, 1988). La sélection naturelle agit sur ces différences en succès reproducteur de sorte que les génotypes qui sont associés à un succès reproducteur élevé auront tendance à prévaloir parmi les générations futures (Trivers, 1985). Les théories de stratégies d'adaptation vitale sont donc fondées sur le principe que la reproduction est coûteuse (Gadgil et Bossert, 1970). Ainsi, le fait qu'un organisme se reproduise suppose qu'il doit effectuer ou subir des compromis entre ses différents traits d'histoire de vie (Reznick, 1985). Ces compromis sont normalement décrits comme étant des corrélations négatives. Un exemple courant est celui qui prévoit que l'énergie consacrée à la reproduction entraîne une diminution de la survie ou du potentiel de reproduction ultérieur des parents. (Williams, 1966; Gadgil et Bossert, 1970; Stearns, 1976).

1.2 Approches utilisées pour mesurer les coûts et les compromis associés à la reproduction

Quatre méthodes sont utilisées pour évaluer les compromis associés à la reproduction: les corrélations génétiques, les manipulations par la sélection, les manipulations expérimentales et les corrélations phénotypiques. Même si certains auteurs (Reznick, 1985; Lessels, 1991) soulignent la supériorité des trois premières méthodes par rapport à la dernière, elles manifestent toutes des problèmes sur un plan équitable. Il faut donc tenir compte de leurs faiblesses respectives lors de l'interprétation des résultats.

Tout d'abord, les corrélations génétiques et les manipulations par la sélection nécessitent l'emploi d'espèces dont le code génétique est simple, dont les générations sont courtes et qui peuvent être élevées en laboratoire (par exemple des drosophiles et des souris). Ces approches sélectionnent des individus selon leur longévité ou la durée de leur période de reproduction. Des comparaisons avec des individus de lignée originale sont ensuite effectuées pour évaluer les effets des composantes de reproduction sur la survie et la fécondité des descendants. Chez *Drosophila melanogaster*, la fécondité au début de la vie est en corrélation négative avec la fécondité ultérieure ainsi qu'avec l'espérance de vie, soulignant ainsi les coûts de la reproduction (Rose et Charlesworth, 1981). Une autre étude chez les femelles âgées de cette espèce a également démontré une corrélation négative entre la fécondité et l'espérance de vie (Tucic *et al.*, 1988). Les corrélations génétiques et les manipulations par la sélection sont toutefois sujettes à des artefacts, puisqu'elles sont menées en laboratoire. Ainsi, l'environnement n'est pas analogue à celui des individus en liberté, car tous les paramètres (taux d'oxygénation, luminosité, température, alimentation, densité de population) sont contrôlés. Ceci engendre des pressions de sélection artificielles (voir critique dans Rose, 1991) et les individus peuvent développer des adaptations différentes de celles qui pourraient être sélectionnées dans leur habitat réel. De plus, les individus élevés en laboratoire peuvent être sujets à des taux de consanguinité élevés. À son tour, la consanguinité peut influencer la qualité génétique des individus de sorte que des corrélations génétiques normalement négatives (c'est-à-dire présence de compromis) deviendraient positives (Rose, 1991). Par exemple, parmi

certaines lignées de drosophiles élevées en laboratoire, une diminution de la qualité génétique (augmentation de la fréquence de mutations délétères, diminution du succès reproducteur) fait en sorte que la fécondité ultérieure et la longévité augmentent en fonction de la fécondité antérieure. Ceci entraîne une corrélation positive entre les deux caractéristiques, alors qu'en réalité (c'est-à-dire dans un environnement naturel), il existe une corrélation négative entre ces facteurs (lorsque la fécondité antérieure augmente, la fécondité ultérieure et la longévité diminuent) (Rose, 1984). De même, une expérience chez les rotifères a démontré que les descendants de femelles sélectionnées pour une longévité importante avaient une survie inférieure et l'auteur attribuait ces résultats à l'effet de la sénescence reproductive chez les femelles sélectionnées (Lansing, 1947). Plus tard il fut cependant révélé que les conditions environnementales de cette expérience n'étaient pas adéquates pour maintenir aucune culture de rotifères à long terme (Rose, 1991).

Par ailleurs, les manipulations expérimentales consistent à manipuler une composante particulière de la reproduction, en empêchant les autres composantes de varier, et à observer les conséquences sur la survie ou sur la fécondité ultérieures des parents ou de leurs jeunes. Notamment, lorsque la taille de la couvée des mésanges bleues (*Parus caeruleus*) est augmentée de façon artificielle, les mères subissent une diminution de masse corporelle et de survie (Nur, 1984). Gustafsson et Sutherland (1988) ont également démontré qu'une augmentation de la taille de la couvée diminue la fécondité ultérieure des parents et de leurs jeunes. Il est aussi possible de manipuler la reproduction en empêchant certains individus de se reproduire. En particulier, chez les drosophiles, les femelles qui se reproduisent présentent un taux de mortalité plus élevé que celles qui ne se reproduisent pas et les mâles qui ont accès à plus de femelles en phase de reproduction subissent également un taux de mortalité plus élevé (Partridge et Harvey, 1985). Les manipulations expérimentales connaissent cependant des limites (Moreno *et al.*, 1995). Par exemple, chez les oiseaux, les oeufs ajoutés à une couvée proviennent évidemment de parents étrangers. Les différences génétiques entre les oisillons peuvent ainsi être à la base de

survies ou de fécondités différentielles chez les couvées manipulées et ces différences ne seraient pas nécessairement reliées à l'effort parental (Bell et Koufopanou, 1986).

Finalement, les corrélations phénotypiques mesurent les coûts de la reproduction à travers les composantes phénotypiques de la reproduction. Elles peuvent, par exemple, établir un lien entre le succès reproducteur ou l'effort de reproduction antérieurs et la fécondité ou la survie ultérieures. Ainsi, chez *Parus montanus*, la survie des parents diminue lorsque le nombre de jeunes dans la couvée augmente (corrélation négative) (Ekman et Askenmo, 1986). De même, chez les drosophiles, les femelles vierges pondent moins d'oeufs et vivent plus longtemps que celles qui se reproduisent (Maynard Smith, 1958) et les mâles qui ont le plus grand nombre d'opportunités d'accouplement meurent plus jeunes (Partridge et Farquhar, 1981). Les corrélations phénotypiques peuvent cependant générer des résultats contradictoires, car elles sont dépendantes du produit de deux facteurs qui devraient être considérés séparément: l'environnement immédiat de l'organisme (les corrélations environnementales) et le génotype de l'organisme (les corrélations génétiques) (Falconer, 1981; Reznick, 1985; Bell et Koufopanou, 1986). De plus, des résultats contradictoires sont obtenus même lorsqu'il y a comparaison entre des études de drosophiles menées en laboratoire, puisque des conditions environnementales telles que le milieu de culture ou la température peuvent fortement affecter la fécondité et la longévité des drosophiles. Ainsi, certaines études trouveront une corrélation positive entre les traits d'histoire de vie, alors que d'autres établiront une corrélation négative (Reznick, 1985). Le même genre d'ambiguïté peut exister au niveau du signe des corrélations phénotypiques lorsque l'on compare des résultats obtenus en laboratoire et des résultats obtenus par observations dans le milieu naturel. La valeur des corrélations phénotypiques est toutefois confirmée chez certaines espèces étudiées à long terme. Par exemple, chez le cerf élaphe *Cervus elaphus*, des observations de comportement ont révélé que les mâles dominants réussissaient à s'accoupler beaucoup plus souvent que les mâles subordonnés (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Une étude fondée sur le "fingerprinting" d'ADN (Pemberton

et al., 1992) a, par après, confirmé que le succès reproducteur des mâles estimé à partir des observations de comportement concordait étroitement avec les résultats des études génétiques de paternité.

Des corrélations phénotypiques seront utilisées pour tester les hypothèses décrites dans le contexte de ce travail. Certains problèmes associés aux corrélations phénotypiques pourront être contrôlés en intégrant des variables telles que la masse corporelle et la longévité dans les analyses, dans le but d'éliminer les variations inter-individuelles dans le potentiel de reproduction.

1.3 Les variations individuelles

Les coûts associés à la reproduction doivent être mesurés au niveau des composantes de la valeur sélective d'un organisme si l'on veut déterminer leur importance dans sa stratégie de vie. En n'évaluant que les coûts énergétiques associés à la reproduction (par exemple la quantité d'énergie investie pendant la gestation et l'allaitement), l'on ne peut fournir d'information sur les coûts de reproduction, parce que chez certains individus, de fortes dépenses énergétiques lors de la reproduction n'entraînent pas automatiquement une diminution de leur survie ou de leur potentiel de reproduction (van Noordwijk et de Jong, 1986; Clutton-Brock, 1991). Cette situation existe en particulier lorsque des individus peuvent compenser rapidement une perte d'énergie par leur alimentation (Tuomi *et al.*, 1983; Stearns, 1992).

Les théories sur les coûts de la reproduction sont fondées sur le principe que tous les individus d'une population ont un potentiel de reproduction égal. Certains auteurs ont cependant suggéré que des différences en potentiel individuel peuvent fortement affecter les coûts associés à la reproduction (Reznick, 1985; Clutton-Brock, 1991). Les individus de "bonne" qualité présenteraient ainsi des patrons de reproduction différents de ceux des

individus de "mauvaise" qualité, les coûts de la reproduction n'étant potentiellement mesurables que chez les individus de "mauvaise" qualité (Vaupel et Yashin, 1985). Par conséquent, les individus de "bonne" qualité ne seraient pas limités dans leurs ressources énergétiques et il n'existerait pas de compromis entre leurs différents traits d'histoire de vie (Tuomi *et al.*, 1983; van Noordwijk et de Jong, 1986).

Lorsque les comparaisons entre individus sous-estiment les coûts de la reproduction (absence de coûts), il est possible que des comparaisons intra-individuelles (au cours de la vie d'un même individu) puissent faire ressortir des patrons particuliers (Clutton-Brock *et al.*, 1983). Contrairement aux attentes postulées par le principe des coûts de reproduction, les biches du cerf élaphe qui ont sevré un jeune ont de meilleures chances d'être gestantes l'hiver suivant (corrélation positive) comparativement à celles qui n'ont pas sevré de jeune (Albon *et al.*, 1986). Bien que les succès au sevrage fasse diminuer la probabilité de mise bas au printemps suivant, cet effet des coûts de la reproduction antérieure n'est plus apparent après la mise bas; en effet, la survie au sevrage du prochain jeune n'est pas affectée par le succès reproducteur antérieur de la mère (Clutton-Brock *et al.*, 1983). Il est toutefois possible que ce soient seulement les femelles de bonne qualité (qui ont une bonne condition physique ou qui ont d'excellentes prédispositions génétiques) qui réussissent à sevrer des faons pendant plusieurs années consécutives (Clutton-Brock, 1984). Il est donc important de contrôler les variations individuelles, car les corrélations positives ne sont pas toujours synonymes d'une absence de coûts pour tous les individus d'une population (Coulson et Thomas, 1985; Vaupel et Yashin, 1985). Les comparaisons intra-individuelles (au cours de la vie d'un même individu) serviraient à démasquer des patrons particuliers qui ne souscriraient pas à la tendance générale et qui auraient une importance toute aussi grande dans la description des stratégies d'adaptation vitale d'une espèce. Dans le cadre de la présente étude, les coûts de la reproduction seront analysés à l'aide de variables qui permettront de déceler les variations inter-individuelles en potentiel de reproduction.

1.4 Les stratégies d'adaptation vitale chez les grands mammifères

La plupart des études de stratégies d'adaptation vitale chez les organismes itéropares ont été effectuées sur des espèces à espérance de vie relativement courte, qui sont faciles à élever en laboratoire et qui se reproduisent souvent. Il en résulte donc que de nombreuses études sur les insectes, les amphibiens et certains poissons sont disponibles (Rose, 1991; Roff, 1992). Il en existe aussi un certain nombre qui ont été effectuées en milieu naturel et qui ont réussi à caractériser des paramètres de stratégies d'adaptation vitale chez des oiseaux (Boyce et Perrins, 1987; Gustafsson et Sutherland, 1988; Wheelwright *et al.*, 1991) et chez des petits mammifères (Michener et Locklear, 1990; King *et al.*, 1991; Wauters et Dhondt, 1995).

Par contre, il n'y a que très peu d'espèces de grands mammifères pour lesquelles existent des synthèses approfondies sur les stratégies d'adaptation vitale [mouton de Soay *Ovis aries*. (Jewell *et al.*, 1974), cerf élaphe (Clutton-Brock *et al.*, 1982), éléphant de mer septentrional *Mirounga angustirostris* (Le Boeuf et Reiter, 1988), bison d'Amérique *Bison bison* - (voir par exemple Green et Rothstein, 1991), phoque d'Antarctique *Arctocephalus gazella* (Boyd *et al.*, 1995)]. Les défis que présente une étude des stratégies de reproduction chez les grands mammifères vivant en liberté viennent du fait que la durée de vie de ces animaux est longue et qu'il est difficile de délimiter les populations, de marquer les individus et d'obtenir des données répétitives sur eux. L'intérêt que représente une étude réussie est toutefois inestimable, car elle permettrait de bien décrire l'effet complexe de l'âge sur les stratégies de reproduction. Chez les animaux à longue espérance de vie, l'échelonnement de la reproduction sur plusieurs années implique que les individus peuvent adopter des stratégies de reproduction variées tout au long de leur vie, ce qui peut avoir un effet marqué sur leur succès reproducteur. Les effets de l'âge sur le succès

reproducteur de ces animaux sont donc importants à déterminer puisqu'ils peuvent gérer leur valeur sélective.

1.5 Objectifs généraux

Le projet actuel avait pour objectif de tester empiriquement certaines théories de stratégies d'adaptation vitale qui décrivent la reproduction en fonction de l'âge, en utilisant les brebis du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). Il était également question de décrire les effets de différentes contraintes énergétiques (associées à la condition corporelle et à la reproduction antérieure) et environnementales (associées à la densité de population) sur le succès reproducteur. Deux concepts particuliers de reproduction terminale (à la fin de la vie) ont été étudiés: la sénescence reproductive et l'effort de reproduction. Les brebis qui ont été ciblées en particulier étaient les plus âgées de la population, car très peu d'études de grands mammifères ont réussi à caractériser la reproduction chez les individus très âgés d'une population.

1.5.1 Sénescence reproductive

D'une part, la sénescence reproductive est caractérisée par une diminution, en fonction de l'âge, du potentiel de reproduction des individus (le potentiel de reproduction est analogue à la reproduction espérée, qui tient compte de la probabilité de reproduction spécifique à l'âge des individus ("age-specific reproduction") et de facteurs individuels tels que la condition corporelle). Dans la plupart des cas, l'on tente de l'expliquer par des concepts s'appuyant sur la pléiotropie antagoniste et sur l'existence de compromis entre les étapes de la vie d'un organisme: une optimisation de la reproduction pendant une phase antérieure de la vie entraînerait une diminution de la survie et du succès reproducteur ultérieurs. Certaines théories stipulent ainsi que la sénescence reproductive, chez les individus très âgés d'une population, est associée à d'importants taux de reproduction au début de la vie

et donc qu'elle représente une manifestation des coûts associés à la reproduction au début de la vie (Boyd *et al.*, 1995).

D'autre part, la sénescence est un thème souvent abordé dans le contexte de compromis associés à la reproduction, mais il n'est pas certain qu'elle soit un phénomène universel. Certains auteurs suggèrent que les individus vivant en liberté auraient été sélectionnés afin que la reproduction survienne au tout début de la vie: des risques élevés de mortalité (indépendants de l'effort de reproduction) auraient ainsi moins d'effet sur le succès reproducteur (Comfort, 1964). Éventuellement, la mortalité surviendrait avant que les signes associés à la sénescence puissent apparaître. D'autres auteurs déclarent, par contre, que la sénescence se manifesterait dès la première phase de reproduction et qu'elle ne serait ainsi pas reléguée au stade final de la vie des organismes (Medawar, 1952; Williams, 1957; Hamilton, 1966).

Par conséquent, l'étude de la sénescence évoque les questions suivantes: 1) ce phénomène toucherait-il tous les individus d'une population? 2) quels sont les facteurs qui gèrent son taux d'évolution? et 3) son rôle est-il prépondérant dans l'évolution des stratégies d'adaptation vitale? Les objectifs du chapitre 3 ont ciblé le premier de ces trois thèmes. Il y a donc été question de déterminer si la sénescence était un phénomène faisant partie du patron de reproduction des brebis du mouflon d'Amérique. Comme suite à cette vérification, il fallait déterminer s'il existait des compromis entre le succès reproducteur au début de la vie et le succès reproducteur à la fin de la vie pour chaque brebis. Il a également été question d'établir s'il existait des compromis entre la reproduction au début de la vie et la longévité des brebis.

1.5.2 Effort de reproduction

L'effort de reproduction est défini comme la proportion de l'énergie totale d'un individu qui est consacrée à la reproduction. Le chapitre 4 de ce travail étudiait les variations de l'effort de reproduction en fonction de l'âge, chez les brebis du mouflon d'Amérique. Il existe plusieurs théories contrastantes qui prédisent l'évolution de l'effort de reproduction terminal (c'est-à-dire à la fin du cycle de reproduction ou à la fin de la vie). La plupart des modèles de stratégies de reproduction prédisent que l'effort de reproduction augmente avec l'âge lorsque la valeur résiduelle de reproduction diminue (Fisher, 1958; Gadgil et Bossert, 1970; Charlesworth et Leon, 1976), mais il existe aussi des modèles qui contredisent ceci en affirmant l'inverse (Fagen, 1972; Schaffer, 1974).

Les modèles d'effort de reproduction sous-entendent que ce dernier est corrélé avec le succès reproducteur. Un grand effort de reproduction devrait ainsi être associé à un meilleur succès reproducteur. À la lumière des résultats du chapitre 3 sur la sénescence reproductive, il a été question de tester l'hypothèse stipulant que l'effort de reproduction devrait augmenter chez les vieilles brebis. Bien que les vieilles brebis (ayant dépassé l'âge de reproduction optimale) subissent une diminution de fécondité, leur succès au sevrage est comparable à celui des brebis d'âge moyen. Une augmentation de l'effort de reproduction chez les vieilles brebis aurait ainsi pu expliquer ce maintien du succès au sevrage. Il a également été question de tester l'effort de reproduction en fonction du potentiel de longévité des brebis et de rechercher des patrons particuliers d'effort de reproduction au cours de la vie des brebis qui ont vécu longtemps. Ces approches permettaient de contrôler les variations individuelles en potentiel de reproduction.

1.5.3 Chronologie des naissances

L'objectif du chapitre 5 était de déterminer s'il existait des différences, en fonction de l'âge des brebis, dans la chronologie des naissances, pendant la période de mise bas annuelle. La date de mise bas d'une brebis, par rapport à la moyenne de la population, peut refléter sa

condition corporelle, son potentiel de reproduction et les coûts antérieurs de la reproduction (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Les dates de mises bas ont été analysées en fonction de l'âge des brebis afin de vérifier ces paramètres. De plus, chez plusieurs espèces d'ongulés qui vivent dans des milieux saisonniers, la date de naissance des jeunes influence fortement leur survie (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Festa-Bianchet, 1988a).⁴ Ce trait d'histoire de vie occupe donc une place importante dans la description des stratégies d'adaptation vitale. Les résultats portant sur la chronologie des naissances ont ajouté à la qualité de l'interprétation des résultats concernant la sénescence et l'effort de reproduction. Ils ont également permis une meilleure intégration de l'importance relative des différents traits d'histoire de vie, étudiés dans le contexte de ce travail, sur le succès reproducteur total des brebis du mouflon d'Amérique.

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce chapitre contient des renseignements communs à l'ensemble du travail. Par conséquent, les détails particuliers aux différents thèmes sont traités dans leurs chapitres respectifs.

2.1 Espèce étudiée

Chez les mouflons d'Amérique retrouvés en Alberta, la plupart des jeunes naissent entre la mi-mai et la mi-juin et le pic des naissances survient lors de la dernière semaine de mai (Festa-Bianchet, 1988a, voir également le chapitre 5 de ce travail). Avant la mise bas, les mères gestantes se détachent des groupes maternels pour s'isoler pendant quelques jours (Geist, 1971; Shackleton et Haywood, 1985). La mise bas a lieu dans des régions accidentées où se trouvent des escarpements et des falaises. Ces endroits fournissent, et aux mères et à leurs jeunes, une protection accrue contre les prédateurs.

Peu de données existent sur la masse corporelle des jeunes à la naissance, mais certaines études suggèrent qu'ils ont alors une masse corporelle qui se situe entre 3,6 et 4,5 kg (Geist, 1971). En captivité, leur masse à la naissance peut atteindre 5,8 kg (voir synthèse dans Bunnell, 1982; Blunt *et al.*, 1977). Au sevrage, qui a lieu à la fin septembre chez les populations des régions septentrionales (Geist, 1971), les jeunes peuvent atteindre 31 kg (Jorgenson et Wishart, 1984). Hogg *et al.* (1992) ont rapporté que le dimorphisme sexuel pouvait déjà être mesuré à la naissance: dans une population du Montana, les agneaux pèsent en moyenne 4,43 kg à la naissance, alors que la masse moyenne des agnelles n'atteint que 4,01 kg.

La masse corporelle des brebis augmente au moins jusqu'à l'âge de 7 ans (Festa-Bianchet *et al.*, 1996) et leur masse minimale (au printemps) se situe aux environs de 60 kg. Quant aux mâles, ils continuent aussi à croître au moins jusqu'à l'âge de 7 ans et leur masse corporelle adulte, au printemps, est autour de 96 kg.

Lorsque les conditions environnementales sont favorables, les brebis peuvent se reproduire pour la première fois dès l'âge de 2 ans (Festa-Bianchet, 1988b). Par contre, des conditions environnementales difficiles peuvent augmenter l'âge de primiparité à 3 ou à 4 ans (Jorgenson *et al.*, 1993a). Les brebis des populations dont il est question dans cette étude produisent un jeune par portée (jamais de jumeaux), leur reproduction est saisonnière, donc elles ne mettent bas qu'une fois par année et leur longévité maximale est de 18 ans.

2.2 Populations et aires d'étude

2.2.1 Ram Mountain

Ram Mountain fait partie d'une chaîne de montagnes située au sud-ouest de l'Alberta (52°20' - 52°25' N et 115°45' - 115°55' O). Cette montagne abrite une population de mouflons d'Amérique qui est isolée géographiquement des autres populations de mouflons. Les barrières géographiques en question sont la rivière Saskatchewan Nord, qui délimite la frontière nord de l'aire d'étude, et des contreforts recouverts de forêts conifériennes, qui entourent tous les autres flancs de la chaîne de montagnes. Tel que mentionné, la population de mouflons de Ram Mountain est donc protégée géographiquement de tout échange important (émigration ou immigration) avec les populations environnantes de mouflons, sauf avec un petit groupe (approximativement 30 individus) à Shunda Mountain, situé à environ 15 km au nord-ouest de Ram Mountain.

L'aire d'étude de Ram Mountain s'étend sur près de 38 km² d'habitat alpin et subalpin, dont l'altitude varie de 1082 m à 2173 m et sa population de mouflons est étudiée de façon intensive depuis 1972. Entre 1972 et 1981, le nombre de brebis dans la population a été contrôlé par le retrait annuel de 12 à 24 % des brebis adultes (Jorgenson *et al.*, 1993b). À partir de 1982, la population a augmenté continuellement, de sorte qu'elle s'est plus que dédoublée pendant la décennie suivante (Figure 2.1). Ainsi, de 1975 à 1983, il y avait en moyenne 33,1 brebis adultes dans la population et le maximum de 104 brebis a été atteint en 1992. Quoique la densité de population ait diminué après 1992, des effets à retardement associés à la forte densité étaient encore évidents dans la population, ceci étant reflété par le faible taux de survie des jeunes jusqu'à l'âge d'un an. Entre 1989 et 1994, la survie moyenne jusqu'à l'âge d'un an était de 32 %, comparativement à 67 % pour la période de 1975 à 1988. Seules les brebis de deux ans et plus sont incluses dans les calculs de densité. Les mâles adultes n'y apparaissent pas, parce qu'ils ne fréquentent pas les mêmes endroits de l'aire d'étude que les brebis et leurs jeunes (Geist, 1971).

Plus de 95 % des individus de la population furent marqués individuellement dès 1977 et 100 % des brebis adultes sont marquées depuis 1978. L'identification des jeunes se fait à l'aide de banderoles en plastique coloré posées aux oreilles et ils reçoivent un code d'identification composé d'un chiffre et d'une lettre. Ces banderoles sont remplacées, chez les femelles d'un an, par des colliers de canevas et de cuir codés de couleurs et de chiffres. Chez les mâles d'un an, les banderoles sont remplacées par des étiquettes en plastique rigide posées aux oreilles, également codées de couleurs et de chiffres.

L'étude décrite dans ce document utilise les données de Ram Mountain recueillies à long terme ainsi que des données collectées à court terme. Les premières furent compilées entre les années 1975 et 1995 et les autres (chapitre 5 exclusivement) ont été recueillies

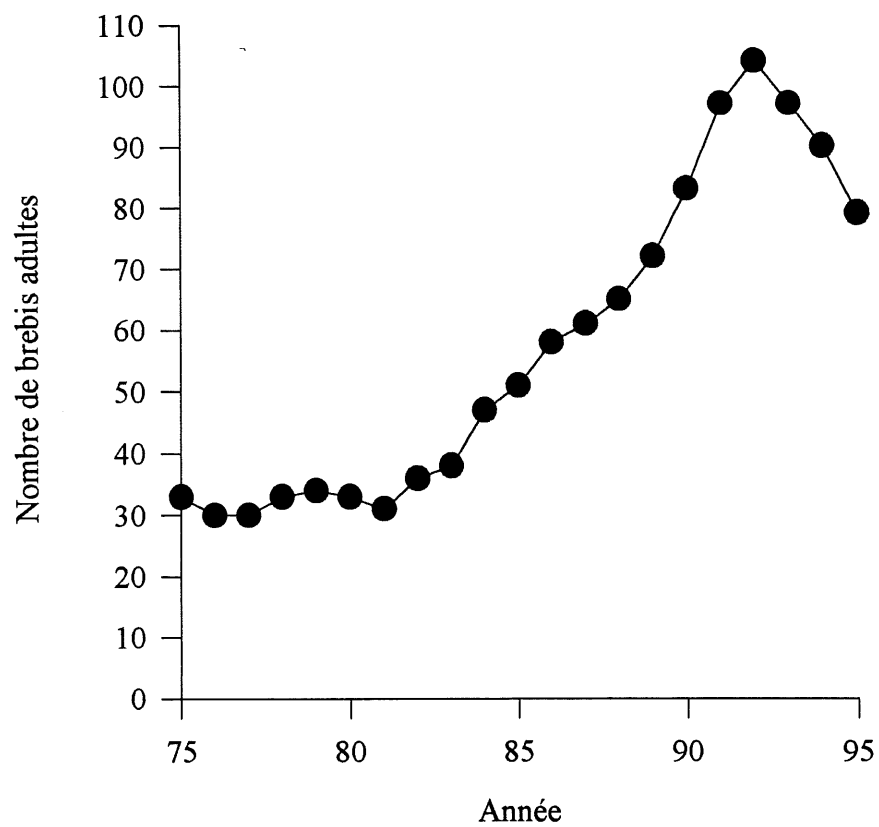


Figure 2.1 Nombre de brebis âgées de 2 ans et plus dans la population de Ram Mountain, de 1975 à 1995.

pendant les années 1992, 1994 et 1995. Les saisons de capture à Ram Mountain débutent à la fin mai et se terminent normalement à la fin septembre, exceptionnellement au début octobre. Chaque année, les mouflons sont capturés à plusieurs reprises pendant la saison estivale: plus de 90 % des brebis sont capturées au moins deux fois chaque été. Ces captures sont effectuées à l'aide d'un enclos circulaire au fond duquel sont placés des blocs de sel. Les mouflons sont immobilisés manuellement, leurs yeux sont recouverts d'un masque et leurs pattes sont liées. Leur masse corporelle est enregistrée à l'aide d'une balance à ressort, précise à 0,25 kg. L'état de reproduction des brebis est également noté suite à l'observation des pis. De la fin mai au début octobre, l'aire d'étude est recensée régulièrement, à pied, de sorte que la survie des mères et de leurs jeunes est constamment suivie. Les paires mère-jeune étaient confirmées à travers des observations de comportement associé à l'allaitement. La mort d'un jeune avant le sevrage était constatée lorsqu'une brebis était aperçue plusieurs fois sans son jeune avant la fin septembre. Les données de Ram Mountain ont été utilisées dans l'ensemble de ce travail.

2.2.2 Sheep River

Les brebis de la population de Sheep River passent les hivers dans le Sheep River Wildlife Sanctuary, situé dans les contreforts au sud-ouest de l'Alberta (50° 40' N et 114° 35' O, élévation 1450 à 1700 m, superficie 50 km²) (Festa-Bianchet, 1988a). Au début de l'été, la population migre de 10 à 16 km au sud-ouest du sanctuaire, vers l'aire d'été, située à 1500 - 2450 m d'altitude, dans les Montagnes Rocheuses. Cette population est étudiée depuis 1981 et la proportion de brebis marquées est passée de 40 % en 1981 à 100% en 1987 (Jorgenson *et al.*, 1993a). En 1985 - 1986, la population de Sheep River a été frappée d'une épizootie de pneumonie, pendant laquelle environ 40 % des individus sont morts (Festa-Bianchet, 1988c). La plupart des mouflons de cette population n'ont été capturés qu'une fois et ce, pendant leur premier été. Ainsi les analyses de données individuelles de masse corporelle retrouvées dans cette étude n'incluent pas les brebis de Sheep River. Les données de succès reproducteur ont

été recueillies grâce à des observations de paires mère-jeune et à des observations du développement des pis des brebis (Festa-Bianchet, 1989). La population de Sheep River a connu des densités beaucoup plus stables que celles de Ram Mountain, donc la densité de population n'a pas été utilisée comme covariée dans les analyses. Cette étude utilise les données de Sheep River recueillies entre 1981 et 1996; ces dernières apparaissent au chapitre 3 exclusivement.

2.3 Définitions

2.3.1 Causes de mortalité

Les causes de mortalité pour les brebis adultes ont été classifiées comme suit:

a) *mort naturelle*: Les brebis qui n'ont pas été recensées au printemps après avoir été vues l'automne précédent ont été classifiées comme ayant succombé à des facteurs naturels de mortalité, tels que la prédation ou la maladie. Bien que des prédateurs tels que les loups (*Canis lupus*) et les cougars (*Felis concolor*) aient été présents sur le site d'étude, les causes spécifiques de mortalités naturelles ne pouvaient être établies puisqu'il était très rare de récupérer des carcasses (Jorgenson *et al.*, sous presse).

b) *retrait ou mort accidentelle*: Cette catégorie rassemble les brebis retirées de la population de Ram Mountain avant 1983 (26 brebis sur une possibilité de 193 échantillonnées pour la longévité), les brebis de Ram Mountain dont la mort résultait de blessures encourues lors des activités de trappe ($n = 3$), ainsi que les brebis de Sheep River tuées par des chasseurs ($n = 5$).

2.3.2 Succès reproducteur

Tel que décrit dans Bérubé *et al.* (1996), les différentes catégories de statut de reproduction pour les brebis adultes sont les suivantes: 1) les brebis sèches, 2) les brebis

ayant perdu un jeune à la naissance (ou peu après la naissance) et 3) les brebis lactantes. Les catégories de survie pour les jeunes sont 1) mort néonatale, 2) mort survenant pendant l'été (avant le sevrage), 3) survie jusqu'au sevrage (fin septembre) et 4) survie jusqu'à l'âge d'un an. Les données de succès reproducteur de Ram Mountain n'ont été échantillonnées qu'à partir de 1975, car les données disponibles avant cette période sont incomplètes pour la plupart des brebis.

Dans la population de Ram Mountain, le sexe de la plupart des jeunes n'était connu qu'à partir de la moitié de l'été (début juillet), à l'exception des années 1992, 1994 et 1995 où un effort particulier a été entrepris. Puisque les aires de mise bas de cette population sont inaccessibles aux observateurs, il est donc impossible de connaître les rapports des sexes à la naissance, puisque le sexe des jeunes qui meurent peu après la naissance (mortalités néonatales) n'est pas connu. Les données sur le sexe des jeunes de la population de Ram Mountain sont utilisées dans les chapitres 4 et 5.

2.4 Ajustement des masses corporelles

2.4.1 Les brebis

Les dates de capture ont été codées à partir de 0 pour le 24 mai (début des saisons de capture) jusqu'à 139 pour le 10 octobre (date de capture la plus tardive). L'accumulation de masse corporelle pendant l'été chez les brebis adultes de Ram Mountain suit une fonction quadratique qui devient linéaire lorsque les dates de capture sont transformées en racine carrée (Bérubé *et al.*, 1996; Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Afin de calculer les taux individuels d'accumulation de masse, des régressions linéaires ont été ajustées avec les données individuelles de masse corporelle, en fonction de la racine carrée de la date de capture codée. L'intervalle minimum accepté entre deux dates de capture, pour l'ajustement de la masse d'un individu, était de 30 jours. Des ajustements de la masse

corporelle ont été calculés pour le 5 juin (jour 12) et le 15 septembre (jour 114). Les masses ajustées n'ont été calculées que pour les brebis capturées à moins de 50 jours des jours 12 et 114. Toutefois, ces estimations n'ont pas été effectuées pour celles qui n'ont été capturées qu'une fois durant un été donné. La masse corporelle le 5 juin n'a pas été calculée non plus pour les brebis encore gestantes en ce temps de l'année. Ceci évitait d'obtenir une masse au début de l'été qui aurait inclus le fœtus et qui n'aurait donc pas été la masse minimale de la mère au début de l'été; l'accumulation de masse de ces mères encore gestantes ne suivrait pas la courbe quadratique normale. Par conséquent, les rapports de masses en juin (chapitre 4) n'ont pas été calculés pour les mères encore gestantes au début de l'été. Lorsque les captures survenaient pile sur les jours 12 et 114, les masses mesurées lors des captures ont été utilisées. Les données de masse corporelle des brebis de Ram Mountain ont été utilisées dans l'ensemble de ce travail.

2.4.2 Les jeunes

Seuls les jeunes capturés deux fois ou plus pendant l'été ont été retenus pour les calculs de taux individuels d'accumulation de masse. Ces taux ont été calculés par régression linéaire en utilisant les données de masse en fonction de la date codée de capture. La masse de chaque jeune a été ajustée au 15 juin (jour 22) et au 15 septembre (jour 114) en utilisant le taux individuel d'accumulation de masse ainsi que la donnée de masse de la capture la plus rapprochée des jours cibles. Par contre, la masse des jeunes le 15 septembre n'a pas été calculée lorsque le jeune est mort avant cette date (mortalité survenant pendant l'été). Le 15 juin a été choisi au lieu du 5 juin pour l'ajustement des masses au début de l'été, car avant le 15, la croissance des jeunes n'est pas linéaire (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Comme pour les brebis, seuls les jeunes dont la date de capture était située à 50 jours ou moins de l'un ou l'autre des jours cibles ont été inclus dans les analyses. Le taux de croissance des jeunes apparaît dans les analyses lorsque ces derniers étaient capturés au moins deux fois pendant l'été et lorsque les captures survenaient à plus de 30 jours

d'intervalle. Lorsque deux captures survenaient à *moins* de 30 jours d'intervalle (tout en étant à moins de 50 jours des dates d'estimation, c'est-à-dire des jours 22 ou 114), ces données étaient utilisées pour ajuster la masse à la date d'estimation, mais le taux de croissance n'était toutefois pas conservé pour des analyses ultérieures. Les masses des jeunes en juin n'ont pas été ajustées lorsque leur mère était encore gestante au début juin. Les données de masse corporelle des jeunes de Ram Mountain ont été utilisées dans les chapitres 4 et 5.

2.5 Analyses statistiques

Toutes les analyses de variance (ANOVA) et les analyses de covariance (ANCOVA) ont été effectuées avec des sommes des carrés uniques (analogues au modèle de Type III, où tous les effets des facteurs incorporés au modèle sont évalués simultanément). À moins d'indication contraire, les régressions linéaires et logistiques ont été effectuées par méthode d'entrée, selon laquelle tous les facteurs indépendants sont intégrés au modèle simultanément et leurs effets sur la variable dépendante sont évalués en même temps. Aucune régression ne contient de valeur aberrante, définie comme une donnée située à plus de 3 écarts-types de la valeur prédite.

Selon Sokal et Rohlf (1981, p. 331), l'interprétation d'une interaction d'ANOVA se fait comme suit: "Lorsque le patron des signes exprimant les amplitudes relatives [entre les moyennes] est inversé, une interaction est significative. Une interaction peut également exister sans qu'il n'y ait de différence au niveau de la direction des amplitudes relatives: [dans le cas d'un effet additif], seule la valeur absolue des amplitudes relatives peut être affectée. Le test d'interaction sert alors à déterminer si les déviations sont supérieures à ce qui peut être attribué au hasard." Les interactions générées par les ANOVA et ANCOVA des chapitre 4 et 5 ont donc été interprétées en fonction du signe (positif ou négatif) de la variation entre les moyennes. Lorsqu'une interaction est significative, il est également utile

de connaître non seulement le sens de la variation entre les moyennes, mais aussi de savoir quelles moyennes sont statistiquement différentes l'une de l'autre. Dans les chapitres 4 et 5, des tests Tukey post-hoc ont donc été utilisés pour départager les moyennes lorsque les interactions entre 2 facteurs étaient significatives. Les calculs pour ces tests ont été effectués suivant les modifications décrites par Zar (1984, p. 226) pour les ANOVA à 2 facteurs.

Le seuil critique de probabilité pour les analyses statistiques a été fixé à $P = 0,05$ et toutes les valeurs de P sont bilatérales. Les résultats qui avaient des probabilités comprises entre 0,05 et 0,1 ont été qualifiés de "tendances".

Les analyses ont été exécutées à l'aide du logiciel SPSS pour Windows (Norusis, 1994).

CHAPITRE 3

RELATIONS ENTRE LA QUALITÉ INDIVIDUELLE, LA SÉNESCENCE REPRODUCTIVE ET L'EXPRESSION DES COÛTS DE LA REPRODUCTION

3. 1 INTRODUCTION

3.1.1 Principes théoriques

Le vieillissement des organismes est un thème fréquemment abordé dans le contexte des stratégies d'adaptation vitale. Des revues de synthèse sur la sénescence ont noté l'importance d'établir si elle existe ou non chez les mammifères vivant en milieu naturel, que leur espérance de vie soit courte (Boonstra, 1994) ou longue (Comfort, 1964). Les causes et les conséquences du vieillissement, chez les espèces qui en font preuve, ont souvent été étudiées d'un point de vue non-évolutif. Cette approche, notamment adoptée en gérontologie, ne tente d'expliquer le vieillissement que d'un point de vue purement biochimique ou moléculaire. Elle décrit ainsi la sénescence comme étant une conséquence inévitable de l'usure cellulaire, ou comme étant due à l'accumulation à long terme de toxines ou d'effets mutagènes associés aux radiations (Comfort, 1964; Adelman et Roth, 1982; Rose, 1991). L'approche évolutive décrit cependant la sénescence comme étant une conséquence de pressions sélectives différentielles en fonction de l'âge ou en tant qu'une conséquence des coûts de la reproduction (Williams, 1957; Hamilton, 1966; Stearns, 1992).

D'une part, la sénescence est définie comme étant toute diminution, en fonction de l'âge, de la probabilité de survie et/ou de la fécondité d'un organisme (Williams, 1957). Dans le dernier cas, la fécondité représente le potentiel de reproduction ou la capacité de reproduction de l'organisme (Fisher, 1958). Ces diminutions des composantes de la valeur

sélective seraient associées à une réduction de la qualité des fonctions de l'organisme, voire une détérioration physiologique générale, qui serait engendrée par les coûts de la reproduction antérieure (Rose, 1991). Dans un contexte évolutif, la sénescence n'est donc pas nécessairement reléguée à la phase terminale de la vie: elle peut apparaître dès l'âge de maturité sexuelle, c'est-à-dire dès l'âge de la première reproduction.

D'autre part, les théories évolutives de la sénescence tentent d'expliquer pourquoi elle est un phénomène figurant parmi les histoires de vie de certaines espèces. Si un organisme était doté d'une espérance de vie et d'un potentiel de reproduction infinis, le concept de maximisation du succès reproducteur en serait à son apogée. De façon analogue, si tous les paramètres de l'histoire de vie, à l'exception de la survie, étaient constants, un individu qui survivrait jusqu'à un âge très avancé aurait un meilleur succès reproducteur qu'un autre qui survivrait moins longtemps. La sénescence n'est cependant pas un phénomène omniprésent. Bien qu'il n'existe pas d'organismes multicellulaires à espérance de vie infinie, ce ne sont pas toutes les espèces qui font preuve de sénescence reproductive (Michener, 1989; Gaillard *et al.*, 1992). Il est donc important d'établir les facteurs associés à l'évolution de la sénescence, de déterminer si effectivement elle est une conséquence des coûts de la reproduction et s'il existe des avantages évolutifs potentiels qui lui sont associés.

Afin d'expliquer les conditions nécessaires à l'évolution de la sénescence, Williams (1957) a énoncé l'hypothèse suivante: dans une population en croissance, la force des pressions sélectives agissant sur les individus diminue en fonction de l'âge, donc les individus âgés subissent des pressions sélectives inférieures à celles exercées sur les jeunes individus. Même lorsque la probabilité de mortalité est indépendante de l'âge, l'évolution devrait augmenter la probabilité de reproduction au début de la vie d'un individu, puisqu'un décès accidentel pourrait survenir à tout moment et supprimer le succès reproducteur futur (Williams, 1957). Ainsi, les individus qui se reproduisent tôt dans leur vie auront le plus

de chances de maximiser leur succès reproducteur avant de mourir. Les événements qui sont associés à la reproduction (la reproduction elle-même et les événements qui affectent la capacité de reproduction) et qui surviennent au début du cycle reproducteur d'un organisme auraient donc plus d'impact sur le succès reproducteur total que ceux qui apparaissent à la fin de ce cycle (voire à la fin de la vie). Selon Stearns (1992), dans une population en croissance, les progénitures qu'un organisme engendre à la fin de sa vie contribuent moins à sa valeur sélective, car celles qu'il aura produites au début de sa vie auront déjà commencé à se reproduire lorsqu'il aura atteint la fin de son cycle vital. Étant donné que la sélection naturelle agit sur les différences en succès reproducteur, les pressions de sélection seront plus fortes au début du cycle de reproduction d'un organisme qu'à la fin (Williams, 1957; Rose, 1991) et il y aura une faible sélection contre la sénescence.

Par conséquent, la diminution des probabilités de survie et de reproduction en fonction de l'âge sont les critères utilisés pour mesurer la sénescence (Rose, 1991). Selon Williams (1957), la diminution de fécondité devrait débiter dès l'âge de maturité reproductive. Cependant, chez certaines espèces de grands mammifères à espérance de vie importante, il est reconnu que la probabilité de reproduction en fonction de l'âge suit une courbe en forme de cloche: elle démontre une croissance à partir de l'âge de maturité reproductive pour mener à un palier stable (ou à un optimum) de potentiel de reproduction situé vers le milieu de la vie; par la suite le potentiel de reproduction chute continuellement jusqu'à la fin du cycle reproducteur. Cette courbe en forme de cloche est reconnue chez les espèces suivantes: macaques (*Macaca fuscata*: Wolfe et Noyes, 1981; *Macaca sylvanus*: Paul *et al.*, 1993), bisons (Green, 1990), orignaux *Alces alces* (Saether et Haagenrud, 1983), éléphants de mer septentrionaux (Reiter et Le Boeuf, 1991), chimpanzés *Pan troglodytes verus* (Sugiyama, 1994). Les âges critiques où l'on observe les changements de fécondité ne sont pas les mêmes pour toutes les espèces, car ils peuvent dépendre de facteurs tels que la croissance et la masse corporelle (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Murie et Dobson,

1987). Par contre, chez les femelles du renne *Rangifer tarandus tarandus*, la production annuelle de jeunes ne varie pas en fonction de l'âge chez celles qui ont plus de 3 ans (Reimers, 1983). De plus, chez le babouin *Papio cynocephalus*, bien que la fécondité ne varie pas en fonction de l'âge, la variation de fécondité parmi les femelles âgées de plus de 15 ans est supérieure (Altmann *et al.*, 1988).

Même si certaines études affirment que la survie adulte chez les vertébrés, dans leur milieu naturel, augmente en fonction de l'âge (Comfort, 1964), des méthodes d'extrapolation indiquent cependant qu'il existe une diminution significative du taux de survie adulte chez les vertébrés, particulièrement chez les grands mammifères (Neese, 1988). Dans sa théorie sur la sénescence, Williams (1957) a suggéré que le taux de survie devrait décroître à partir de l'âge de la première reproduction. Le patron de survie chez certaines espèces a cependant tendance à varier comme celui de la fécondité. Par exemple, chez plusieurs grands mammifères, la probabilité de survie est très faible pour les jeunes nonreproducteurs. Elle atteint un plateau chez les individus d'âge moyen et ce n'est que par la suite qu'elle décroît jusqu'à la fin de la vie (voir synthèses dans Comfort, 1964 et dans Gaillard *et al.*, 1994; Jorgenson *et al.*, sous presse). Contrairement à ce qui est suggéré par Williams (1957) et Promislow (1991) (voir aussi Promislow et Harvey, 1990), le début de la sénescence ne correspondrait pas toujours avec l'âge de maturité sexuelle ou avec la première reproduction (Gaillard *et al.*, 1994). Des facteurs tels que la croissance corporelle et la reproduction, qui varient en fonction de l'âge, peuvent également influencer les probabilités de survie. Le fait que la sénescence se manifeste chez certaines espèces et non chez d'autres souligne l'importance d'élucider l'approche des individus face à la reproduction pendant cette période de leur vie.

Par ailleurs, les deux modes d'action évoqués dans l'évolution de la sénescence sont la pléiotropie antagoniste et l'accumulation des mutations (Rose, 1983). Ces phénomènes sont également à la base du principe de compromis associés aux coûts de reproduction

(Stearns, 1976; Charlesworth, 1980). La pléiotropie est définie comme étant l'action multiple d'un gène. Les gènes pléiotropes peuvent donc déterminer plusieurs effets ou déterminer des caractères phénotypiques nettement différents (Beaudry, 1985). Dans l'évolution de la sénescence, ces gènes confèreraient des avantages à la reproduction au début de la vie tout en engendrant des conséquences négatives (diminution de survie et de fécondité) à la fin de la vie (Lessels, 1991). Ce type de pléiotropie antagoniste entraînerait une corrélation négative entre les traits d'histoire de vie au début de la vie et ceux à la fin de la vie (Williams, 1966). Étant donné les différences en pressions sélectives en fonction de l'âge, de tels gènes pourraient être sélectionnés, car leur effet bénéfique affectant la reproduction au début de la vie surpasserait en importance les détriments qu'ils entraîneraient à la fin de la vie. Les effets négatifs auraient moins d'impact sur le succès reproducteur, possiblement même aucun. Un gène pléiotrope pourrait aussi avoir des effets positifs pendant une période particulière de la vie (surtout au début du cycle de reproduction) et être sans effets à d'autres temps (Hamilton, 1966). Dans un contexte de taux de mortalité augmentant en fonction de l'âge, un gène ayant des effets bénéfiques chez les jeunes individus et des effets négatifs (ou nuls) chez les individus âgés affecterait un plus grand nombre de jeunes individus que de vieux (son effet négatif n'apparaîtrait presque jamais dans la population). Puisque son effet positif serait prépondérant parmi les jeunes individus de la population, qui sont habituellement plus nombreux, ceci favoriserait la propagation du gène dans cette population.

L'hypothèse d'accumulation de mutations suppose qu'il existerait des mutations avec des effets négatifs, dont la fréquence d'expression dépendrait de l'âge des individus (Medawar, 1952; Rose, 1991). Si les pressions sélectives chez les organismes diminuent en fonction de leur âge, tel qu'expliqué ci-dessus, alors la fréquence d'apparition ou d'expression de ces mutations devrait augmenter avec l'âge des individus. Ceci entraînerait une diminution de la fécondité et de la survie en fonction de l'âge. Bien que cette hypothèse ait reçu un certain soutien empirique (Hughes et Charlesworth, 1994; Hughes, 1995), l'absence d'une

augmentation de la variabilité génétique avec l'âge chez certaines espèces et l'interdépendance de plusieurs traits d'histoire de vie (tel que décrit par les coûts de reproduction) appuient plutôt l'hypothèse de la pléiotropie antagoniste (Lamb, 1977; Rose, 1983)

3.1.2 Compromis entre la reproduction au début de la vie, la reproduction à la fin de la vie et la longévité

Les événements associés à la reproduction tôt dans la vie, tel que l'âge de première reproduction et le succès reproducteur au début de la vie, peuvent influencer la longévité et le succès reproducteur à la fin de la vie. De même, l'âge critique où débiterait la sénescence peut dépendre de l'activité de reproduction tôt dans la vie tout comme le taux d'évolution de la sénescence serait relié à l'effort de reproduction que fait un individu tout au long de sa vie. Étant donné que l'âge de première reproduction et que les patrons de reproduction peuvent varier parmi les individus d'une même population, les patrons associés à la sénescence ont également le potentiel de varier parmi les individus.

Selon Williams (1957), des pressions sélectives favorisant l'augmentation de l'espérance de vie devraient diminuer le potentiel de reproduction pendant la jeunesse. Des études menées sur des coléoptères *Tribolium spp.* (Mertz, 1975) et sur des drosophiles (Rose et Charlesworth, 1981) ont démontré qu'une sélection artificielle pour une reproduction précoce résultait en une diminution de la longévité. Dans les études sur les coléoptères, les individus de lignées sélectionnées produisaient plus d'oeufs lorsqu'ils étaient jeunes, mais la fécondité demeurait relativement constante tout au long de la vie. Par contre, en ce qui a trait aux drosophiles, la fécondité à la fin de la vie était en corrélation négative avec celle du début de la vie. Chez l'éléphant de mer septentrional, la fécondité précoce et le succès reproducteur sont en corrélation positive, car les femelles qui commencent à se reproduire tôt dans leur vie ont un meilleur succès reproducteur total (Le Boeuf et Reiter, 1988).

Chez les bisons, les femelles qui commencent à se reproduire plus tôt dans la vie éprouvent une diminution immédiate de croissance et manquent à la reproduction l'année suivante (Green et Rothstein, 1991). Leur succès reproducteur à long terme est tout de même meilleur que celui des femelles qui commencent à se reproduire plus tard dans leur vie. Donc, chez cette espèce, les bénéfices à long terme de la reproduction précoce dépasseraient les coûts à court terme.

Chez la plupart des mammifères (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Bercovitch et Berard, 1993) et des oiseaux (Newton, 1995), la longévité est en corrélation positive avec le succès reproducteur total, bien que chez certaines espèces de drosophiles, les résultats soient contradictoires (voir Roff, 1992). Il est raisonnable de s'attendre à une sélection pour l'augmentation de la longévité lorsqu'il existe une relation positive entre la longévité et le succès reproducteur total. Certains événements associés à la reproduction tôt dans la vie sont toutefois en relation négative avec la longévité (Rose et Charlesworth, 1981). Chez des drosophiles (Partridge et Farquhar, 1981) et des souris de laboratoire (Lamb, 1977), les individus qui se reproduisent vivent plus longtemps que ceux qui sont stériles. Encore chez les drosophiles, les femelles qui pondent moins d'oeufs vivent plus longtemps (Maynard Smith, 1958; Tucic *et al.*, 1988) et les mâles qui ont le plus d'opportunités d'accouplement meurent plus jeunes (Partridge et Farquhar, 1981; Partridge et Harvey, 1985).

Puisque les événements associés à la reproduction tôt dans la vie affectent la survie et le succès reproducteur total chez certaines espèces (Le Boeuf et Reiter, 1991), ils ont également le potentiel d'influencer la sénescence. Chez les moucherolles (*Ficedula albicollis*), la sénescence reproductive est accélérée chez les femelles qui commencent à se reproduire à l'âge d'un an comparativement à celles qui se reproduisent pour la première fois à l'âge de 2 ans (Gustafsson et Pärt, 1990). Des études menées sur des coléoptères

ont également rapporté une sénescence accélérée, à travers une augmentation à long terme des taux de mortalité, causée par des reproductions précoces (Tatar *et al.*, 1993).

Bien que certaines études sur des mammifères à longue espérance de vie aient réussi à tester les effets à long terme de la primiparité (Reiter et Le Boeuf, 1991), les coûts de la reproduction sont généralement étudiés durant l'année suivant l'effort de reproduction (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Très peu d'études ont testé les coûts *cumulatifs* de la reproduction (Sydeman *et al.*, 1991), ou les effets de la reproduction au début du cycle reproducteur sur le succès reproducteur tard dans la vie (Boyd *et al.*, 1995). Il importe que des études soient réalisées sur des mammifères à longue espérance de vie afin de tester la relation entre la reproduction au début de la vie et la longévité. La masse corporelle doit être considérée dans des analyses de longévité, car elle pourrait influencer le succès reproducteur ainsi que la longévité potentielle des individus (Millar et Hickling, 1991).

3.1.3 Effet de la masse corporelle

La condition corporelle, ou la proportion de réserves adipeuses par rapport à la masse corporelle totale, influence la capacité de reproduction. Chez plusieurs espèces, ce sont les femelles les plus lourdes (Hamilton et Blaxter, 1980; Thomas, 1982; Albon *et al.*, 1983; Reimers, 1983; Leader-Williams, 1988; Cameron *et al.*, 1993; Iverson *et al.*, 1993) ou les plus grasses (Thomas, 1982; Adamczewski *et al.*, 1987; Virgl et Messier, 1992) qui ont le meilleur potentiel de reproduction. La fécondité peut ainsi augmenter en fonction de la masse ou de la taille corporelle (Mitchell *et al.*, 1976; Berger, 1986; Dobson et Murie, 1987; Morris, 1996). Les paramètres de masse et de croissance, en plus de refléter le potentiel de reproduction des individus, peuvent également refléter les coûts de la reproduction (Clutton-Brock *et al.*, 1983; Robbins, 1983; Poiani, 1993). Parmi certaines populations de spermophiles, telle *Spermophilus columbianus*, l'âge de la première

reproduction semble dépendre de la masse corporelle: les femelles d'un an qui donnent naissance ont tendance à être plus lourdes (Dobson et Murie, 1987). Lorsque la taille de la couvée des mésanges bleues est augmentée de façon artificielle, les mères subissent une perte de masse corporelle (Nur, 1984).

La masse corporelle est un facteur associé à certaines variations du succès reproducteur chez les brebis du mouflon d'Amérique. Les jeunes nés de mères âgées de 2 ou 3 ans ont moins de chances de survivre jusqu'au sevrage que ceux qui sont nés de mères âgées de 4 ans et plus (Festa-Bianchet, 1988b). Ceci est vraisemblablement relié au fait que les plus jeunes ont une masse corporelle inférieure et que leurs réserves énergétiques sont moindres comparativement à celles des brebis de 4 ans et plus. Chez les bisons d'Amérique, la production de jeunes est en corrélation positive avec les variations intra-individuelles de masse (Green et Rothstein, 1991). Chez le cerf élaphe, parmi les facteurs qui influencent fortement la fertilité des biches, l'on retrouve la masse et la condition corporelles (Mitchell *et al.*, 1976). La condition corporelle est aussi associée à la date de conception chez cette espèce (Mitchell et Lincoln, 1973; Guinness *et al.*, 1978a; Clutton-Brock *et al.*, 1982). Elle agit donc sur le succès reproducteur des femelles en affectant leur reproduction et la survie de leurs jeunes. Les réserves de tissus adipeux et musculaires accumulées pendant l'été servent également à augmenter les chances de survie hivernale (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Kozłowski, 1991) en plus d'améliorer le succès reproducteur de l'année suivante (Tyler, 1987). Bien que la valeur prédictive de la relation entre la masse corporelle et la composition corporelle soit faible chez certains petits mammifères (Virgl et Messier, 1993), la relation entre la masse corporelle et les réserves adipeuses est validée chez certains grands mammifères (Rumpler *et al.*, 1987; Ryg *et al.*, 1990; Arnould, 1995). Les variations de masse corporelle sont donc une partie intégrale des composantes de la valeur sélective des individus (Deutsch *et al.*, 1990; Green, 1990; Green et Rothstein, 1991).

Le rôle principal des lipides est le stockage énergétique (Meier et Burns, 1976). Les changements annuels dans la masse corporelle des individus reflètent principalement des variations au niveau de leurs réserves adipeuses (Mitchell *et al.*, 1976; Raveling, 1979; Abbott *et al.*, 1984; Griminger, 1986; Leader-Williams, 1988; Witter et Cuthill, 1993; Atkinson et Ramsay, 1995). Chez la plupart des espèces, il existe également des variations saisonnières dans la masse protéique, mais celles-ci sont moindres (Parker *et al.*, 1993; White, 1993; Chan-McLeod *et al.*, 1994). Par exemple, chez les rats musqués *Ondatra zibethicus*, la masse protéique ne varie que de 4 % pendant l'année alors que la masse adipeuse varie de 15 % (Virgl et Messier, 1992). Chez les caribous *Rangifer tarandus groenlandicus*, pendant l'hiver, les femelles ne perdent que 18 % de leur masse protéique alors qu'elles perdent 81 % de leur masse adipeuse (Adamczewski *et al.*, 1993).

Les ongulés de régions septentrionales ne se reproduisent qu'une fois par année et leur masse corporelle fluctue entre les saisons (Mitchell *et al.*, 1976; Leader-Williams, 1982; Houston *et al.*, 1989; Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Ces changements saisonniers en masse corporelle sont tels que la masse maximale est atteinte à l'automne, avant le rut, et que la masse minimale est atteinte au printemps, avant la phase de croissance végétative (cerf mulet *Odocoileus hemionus*: Bandy *et al.*, 1970; cerf élaphe: Mitchell *et al.*, 1976; originaux: Franzmann *et al.*, 1978; mouflon d'Amérique: Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Les mécanismes proximaux de régulation saisonnière de masse corporelle sont des changements annuels environnementaux et périodiques qui induisent des ajustements internes chez les individus, de sorte que leurs cycles hormonaux soient coordonnés avec ces changements environnementaux (Farner, 1985). Ainsi, l'accumulation et la mobilisation des réserves lipidiques peuvent faire l'objet d'un certain contrôle hormonal (Dark et Zucker, 1983; Dark *et al.*, 1983), géré par des variations dans la photopériode (Abbott *et al.*, 1984). Même si la lipogénèse et la perte d'appétit saisonnière sont des phénomènes déclenchés par le raccourcissement de la photopériode à l'automne, ceci ne peut cependant pas expliquer toutes les variations qui sont retrouvées parmi les individus.

Les différences individuelles associées à la condition physique ou aux coûts de la reproduction peuvent également jouer un rôle important et contribuer aux variations individuelles dans l'accumulation et la mobilisation des réserves lipidiques (Young, 1976; Leader-Williams, 1988; Green et Rothstein, 1991; Crête et Huot, 1993; Chan-McLeod *et al.*, 1994).

3.1.4 Patrons individuels

Il est important d'évaluer les facteurs associés à la sénescence reproductive et d'établir comment ils varient en fonction d'autres traits d'histoire de vie. Cependant, les compromis entre les traits d'histoire de vie à différents moments de l'existence d'un organisme sont difficiles à évaluer chez des mammifères à longévité importante. Les individus âgés représentent typiquement une faible proportion d'une population; seules des données à long terme peuvent fournir les tailles d'échantillon nécessaires pour détecter des différences en paramètres de reproduction entre les jeunes individus et les plus âgés. De plus, les renseignements provenant d'individus marqués sont essentiels pour l'évaluation des relations entre la qualité phénotypique individuelle et la variabilité dans la reproduction, tel que proposé par de récentes théories sur les patrons de reproduction dépendants de la condition (Marrow *et al.*, 1996; McNamara et Houston, 1996). Le taux de progression de la sénescence pourrait dépendre de l'effort de reproduction qu'effectue un individu tout au long de sa vie. Comme l'âge de première reproduction et les patrons de reproduction peuvent varier entre les individus d'une même population, les patrons associés à la sénescence ont également le potentiel de différer entre les individus. Les théories sur la sénescence et sur les compromis associés à la reproduction sont fondées sur la supposition que tous les individus d'une population sont sujets à des contraintes énergétiques lorsqu'ils fractionnent leurs ressources métaboliques entre la reproduction, le maintien physiologique et la croissance. Il existe toutefois des indices qui suggèrent que la qualité individuelle phénotypique affecte la capacité de reproduction (Clutton-Brock,

1984; van Noordwijk et de Jong, 1989; Morris, 1996), que les individus de "bonne" qualité ne subiraient pas de coûts associés à la reproduction, tandis que ceux de "mauvaise" qualité en subiraient d'importants. De telles différences individuelles doivent être prises en considération dans une analyse des coûts de la reproduction.

3.1.5 Densité de population

Des variations dans la densité de population peuvent influencer l'expression des coûts associés à la reproduction et par conséquent, agir sur les caractéristiques relatives à la sénescence. Par exemple, une augmentation dans la densité de population pourrait accroître l'expression des coûts de reproduction (Clutton-Brock, 1984; Bérubé *et al.*, 1996) et certains coûts ne pourraient apparaître que sous des conditions de stress ou de forte densité (Festa-Bianchet, 1989). Une réduction de la disponibilité et de la quantité de nourriture causée par une forte densité peut diminuer la survie des jeunes et la fécondité des femelles adultes (Klein, 1968; Leader-Williams, 1980; Fowler, 1981; Clutton-Brock *et al.*, 1982; Albon *et al.*, 1983). Ainsi, chez le cerf élaphe, les mères ont plus de chances d'être sèches l'année suivant le sevrage d'un jeune lorsqu'elles sont soumises à des conditions de haute densité que si elles sont soumises à des conditions de faible densité (Clutton-Brock, 1984). Le manque de ressources associé à de fortes densités de population peut retarder l'âge de première reproduction des femelles chez plusieurs espèces [cerf mulet (Thomas, 1983); cerf élaphe (Clutton-Brock *et al.*, 1985); éléphant de mer septentrional (Reiter et Le Boeuf, 1991)]. Dans la population de mouflons de Ram Mountain, les brebis de deux ans se reproduisent moins souvent à forte densité qu'à faible densité (Jorgenson *et al.*, 1993a) et les coûts de la primiparité pour les jeunes brebis ne se manifestent qu'à forte densité de population (Festa-Bianchet *et al.*, 1995). La densité de population a donc été intégrée aux analyses de ce chapitre, afin de contrôler les facteurs extrinsèques qui pourraient influencer les paramètres de reproduction des individus étudiés.

3.2 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

3.2.1 Objectifs

Les objectifs de cette section étaient de déterminer 1) s'il existe ou non une phase de sénescence reproductive chez les brebis du mouflon d'Amérique et 2) s'il existe des compromis entre le succès reproducteur tôt dans la vie et le succès reproducteur à la fin de la vie, ou encore entre le succès reproducteur tôt dans la vie et la longévité.

3.2.2 Probabilité de survie et fécondité en fonction de l'âge

Puisque la sénescence est caractérisée par une diminution, en fonction de l'âge, de la probabilité de survie et de la fécondité (Roff, 1992; Stearns, 1992), les deux composantes à tester pour vérifier son existence sont donc la probabilité de survie et la fécondité.

3.2.2.1 Probabilité de survie

L'hypothèse de Williams (1957) prédit, dans le contexte de sa théorie sur la sénescence, que la probabilité de survie diminue en fonction de l'âge à partir de l'âge de maturité sexuelle. Des travaux antérieurs ont testé cette hypothèse chez les brebis des populations de Ram Mountain et de Sheep River (Jorgenson *et al.*, sous presse). À Ram Mountain, la probabilité de survie en fonction de l'âge suit une courbe en forme de cloche: la probabilité de survie est très faible pour les agnelles, ce qui correspond au taux de mortalité infantile élevé; elle atteint ensuite un palier maximum entre les âges de 2 et 6 ans (située autour de 95 %) et à partir de l'âge de 7 ans, la probabilité de survie décroît jusqu'à la fin de la vie. Les résultats obtenus réfutent donc l'hypothèse de Williams, car chez les brebis, la maturité sexuelle survient à l'âge de 2 ans et la probabilité de survie ne commence à

diminuer que 5 ans plus tard. Ces résultats démontrent toutefois qu'un des deux critères essentiels pour définir une phase de sénescence est établi dans la population de Ram Mountain: la sénescence au niveau de la survie est observée à partir de l'âge de 7 ans. Il restait à déterminer s'il existait une phase de sénescence reproductive dans cette population et si elle débutait vers l'âge de 7 ans, comme la sénescence au niveau de la survie.

3.2.2.2 Fécondité

Williams (1957) prédit que la probabilité de reproduction devrait diminuer à partir de l'âge de maturité sexuelle, mais chez plusieurs espèces de mammifères, la fécondité en fonction de l'âge suit une courbe en forme de cloche (Green, 1990; Reiter et Le Boeuf, 1991). Chez les brebis du mouflon d'Amérique, il reste à établir si la fécondité en fonction de l'âge suit la même courbe en forme de cloche que la probabilité de survie. Si la phase de sénescence débute à l'âge de 7 ans, la fécondité devrait suivre le même patron que la probabilité de survie (voir section ci-haut) et donc le succès reproducteur devrait aussi diminuer à partir de l'âge de 7 ans.

Hypothèse nulle: Le succès reproducteur ne varie pas en fonction de l'âge chez les brebis âgées de plus de 7 ans.

Le succès reproducteur a été évalué selon deux méthodes. La première approche analyse la probabilité de mise bas en fonction de l'âge. Les brebis très âgées pourraient concevoir moins souvent et une diminution de fécondité chez elles se manifesterait par une diminution du nombre de naissances au printemps (par conséquent plus de brebis très âgées seraient sèches au printemps). La deuxième approche consiste à mesurer la réussite au sevrage. Chez plusieurs mammifères, l'âge de la mère peut influencer la survie du jeune jusqu'au sevrage: cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* (Ozoga et Verme, 1986), cerf

élaphe (Guinness *et al.*, 1978a), mouflon d'Amérique (Festa-Bianchet, 1988b), éléphant de mer septentrional (Reiter *et al.*, 1978), macaques (Small et Smith, 1984). L'allaitement dépasse de loin la gestation en terme de dépense énergétique nette pour les mères (Jefferies, 1961; Sadleir, 1984; Oftedal, 1985; Gittleman et Thompson, 1988): il peut même représenter de 75 à 80 % des coûts énergétiques associés à la reproduction chez certains ongulés (Loudon et Racey, 1986). Il est donc possible que les brebis très âgées réussissent tout aussi bien que les femelles d'âge moyen à subvenir aux besoins de la gestation pendant l'hiver, mais qu'elles ne puissent pallier aux exigences énergétiques de l'allaitement pendant l'été. Une diminution de succès reproducteur chez les vieilles brebis pourrait ainsi se manifester par une diminution du succès au sevrage (par conséquent il y aurait une plus grande proportion de jeunes morts pendant l'été parmi les mères très âgées).

Hypothèse nulle: La probabilité de mise bas ne varie pas chez les vieilles brebis.

Hypothèse nulle: Le succès au sevrage ne varie pas chez les vieilles brebis.

3.2.3 L'influence de la reproduction au début de la vie sur la longévité.

Les principes théoriques des coûts associés à la reproduction prédisent une relation négative entre les traits d'histoire de vie. Les individus qui se reproduisent pendant plusieurs années consécutives tôt dans leur vie pourraient donc subir une diminution de survie et de fécondité précoces comparativement à ceux qui se reproduisent moins (Clutton-Brock, 1984). De façon analogue, la longévité d'un individu peut dépendre du nombre de fois qu'il s'est reproduit avec succès tôt dans sa vie. Si la reproduction est coûteuse et qu'elle entraîne une diminution de la survie, l'on peut s'attendre à une relation inverse entre 1) la reproduction au début de la vie et la reproduction à la fin de la vie et 2) entre la reproduction au début de la vie et la longévité. Les brebis qui se sont beaucoup

reproduites alors qu'elles étaient jeunes devraient vivre moins longtemps que celles dont le succès reproducteur était faible au début de leur vie. De même, les brebis s'étant souvent reproduites tôt dans leur vie devraient subir une diminution de fécondité précoce comparativement à celles qui se sont moins reproduites au début de leur vie.

Hypothèse nulle: Le succès reproducteur à la fin de la vie ainsi que la longévité sont indépendants du succès reproducteur au début de la vie.

3.2.4 Influence de la masse corporelle

La masse corporelle peut varier en fonction de l'âge et il est important de connaître ses effets potentiels sur les composantes des stratégies de vie des individus. L'évolution de la masse corporelle tout au long de la vie des individus et sa relation avec le succès reproducteur n'est cependant pas connue chez beaucoup d'espèces.

Même si la masse corporelle des brebis de Ram Mountain augmente jusqu'à l'âge de 7 ans (Festa-Bianchet *et al.*, 1996), la relation entre la masse corporelle et l'âge n'est cependant pas connue pour les plus âgées de la population. Si l'augmentation de la fécondité tôt dans la vie des mammifères à longévité importante suit la croissance corporelle, alors une diminution de la fécondité à la fin de la vie pourrait également être due à une perte de masse. Des études antérieures n'ont toutefois pas réussi à vérifier cette hypothèse (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Nelson et Mech, 1990). Une perte de masse corporelle pourrait exister chez les brebis très âgées, comme conséquence des coûts cumulatifs de la reproduction ou si la sénescence est associée à une diminution de la condition corporelle.

Hypothèse nulle: La masse corporelle ne varie pas avec l'âge chez les vieilles brebis.

Les théories sur la sénescence reproductive ne tiennent pas compte du fait que les individus qui atteignent la sénescence puissent différer de ceux qui meurent avant de l'atteindre. Il pourrait toutefois exister des variations dans la qualité des individus, variations qui pourraient affecter non seulement leur potentiel de reproduction (Clutton-Brock, 1984; van Noordwijk et de Jong, 1986), mais également leur longévité. Puisque la masse corporelle peut affecter le potentiel de reproduction (Leader-Williams, 1988; Cameron *et al.*, 1993), il est également possible qu'elle affecte le potentiel de longévité (Eisenberg, 1981).

Hypothèse nulle: La longévité est indépendante de la masse corporelle adulte.

3.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les analyses dans ce chapitre ont utilisé des données recueillies pendant 21 années (de 1975 à 1995) sur des brebis marquées individuellement dans la population de Ram Mountain et des données recueillies pendant 16 années (1981 à 1996) dans la population de Sheep River.

3.3.1 Approches statistiques

3.3.1.1 Reproduction

La proportion de brebis se reproduisant en fonction de l'âge a été calculée en divisant le nombre de celles qui ont mis bas par le nombre total de brebis dans la population. De plus, la proportion de brebis qui ont sevré un jeune ou dont le jeune a survécu jusqu'à l'âge d'un an a été calculée en excluant les brebis sèches.

Les modèles de régression logistiques ont été construits en utilisant la méthode de retrait séquentiel des facteurs indépendants ("backward stepwise") et le seuil de probabilité du rapport de vraisemblance ("likelihood ratio") a été fixé à 0,1 pour l'évaluation du retrait des variables (Norusis, 1994).

Les brebis peuvent atteindre la maturité sexuelle à l'âge de 2 ans (Geist, 1971) et leur survie décroît après l'âge de 7 ans (Jorgenson *et al.*, sous presse). Dans le contexte de ce chapitre-ci, la reproduction au début de la vie a donc été définie comme survenant entre les âges de 2 et 7 ans inclusivement, et la reproduction tard dans la vie a été définie comme survenant après l'âge de 7 ans. Par conséquent, seules les brebis ayant survécu au moins 8 ans ont été incluses dans les analyses se rapportant à la reproduction ou aux taux de reproduction au début de la vie. Dans les comparaisons de reproduction entre les brebis d'une longévité de 8 à 10 ans à celles d'au moins 11 ans, les échantillons ne comprennent que les brebis nées au plus tard en 1983, afin de minimiser les différences de succès reproducteur associées aux changements de densité de population. Pour les analyses de reproduction entre les âges de 2 et 7 ans, le nombre total de jeunes sevrés ou survivant jusqu'à l'âge d'un an exclut 4 jeunes qui ont été retirés de la population pendant l'été. Les taux de reproduction pour les brebis dont les jeunes ont été retirés de la population ont été calculés sur 5 ans au lieu de sur 6 ans.

Des tests-*t* appariés ont été utilisés pour analyser les taux de reproduction au début de la vie et les taux de reproduction à la fin de la vie, afin de tenir compte des différences individuelles en potentiel de reproduction qui auraient pu être masquées en groupant toutes les données.

Les analyses statistiques de la reproduction ont été effectuées en utilisant toutes les brebis de toutes les catégories de survie, sauf pour les analyses comparant la reproduction au

début de la vie avec la longévité, où seules les brebis ayant subi des mortalités naturelles ont été considérées.

3.3.1.2 Analyses de masse corporelle

3.3.1.2.1 Ajustement des masses

Les taux de croissance, les masses en juin ainsi que les masses en septembre des brebis de Ram Mountain ont été calculés tel que décrit à la section 2.4.1.

3.3.1.2.2 Masse des brebis en fonction de l'âge

La relation entre la masse corporelle et l'âge suit une fonction quadratique (Figure 3.7):

(équation 3.1) $f(x) = ax + bx^2 + c$

où $f(x)$ représente la masse corporelle, x représente l'âge, a et b sont des coefficients et c est l'ordonnée à l'origine.

Afin d'évaluer l'âge où la masse corporelle commence à diminuer, il a fallu déterminer le point critique de la fonction (où la pente est égale à zéro) pour la courbe quadratique. La première étape était de calculer la dérivée de la fonction:

(équation 3.2) $f'(x) = a + 2bx$

pour ensuite substituer $f'(x)$ par zéro et résoudre l'équation pour x .

Les catégories de survie, pour les brebis incluses dans les analyses de masses, varient en fonction du type d'analyse. Pour les comparaisons de masses moyennes entre les âges de 7 à 10 ans et à partir de 11 ans, seules les brebis mortes de causes naturelles ont été échantillonnées, puisque la masse corporelle moyenne après l'âge de 10 ans pourrait être supérieure pour celles qui n'ont pas vécu leur longévité naturelle. Cette procédure a également été suivie pour les analyses comparant les masses corporelles moyennes tôt et tard dans la vie pour les brebis d'une longévité de 7 à 10 ans.

Afin de contrôler une influence possible de la densité de population sur la masse corporelle, les brebis d'une longévité inférieure à 11 ans et testées pour une perte de masse terminale (à la fin de la vie) ont été sélectionnées en fonction d'une année de naissance survenant au plus tard en 1983. Les jeunes brebis dans ces comparaisons sont ainsi de la même cohorte que les vieilles brebis qui ont vécu au moins 11 ans et qui ont été testées pour la sénescence.

3.4 RÉSULTATS

3.4.1 Succès reproducteur des brebis en fonction de leur âge

La sénescence reproductive est apparue après l'âge de 13 ans, à travers une diminution de la proportion de mises bas (Figure 3.1 A). Sur l'ensemble des années, la production de jeunes pour la classe d'âge de 6 à 13 ans était supérieure à celle de la classe d'âge de 14 à 18 ans ($\chi^2 = 48,36$, $df = 1$, $P < 0,001$) (Tableau 3.1). Selon ces résultats, des modèles de régressions logistiques ont été construits avec les facteurs "âge" (âge linéaire) et "âge²" (âge quadratique). Seules les brebis ayant vécu au moins 6 ans ont été échantillonnées, donc n'étaient incluses que les brebis d'âge moyen et celles qui étaient sénescences. Les résultats du Tableau 3.2 démontrent que l'âge linéaire n'avait pas d'effet ni sur la probabilité de mise bas, ni sur la probabilité de survie du jeune jusqu'au sevrage.

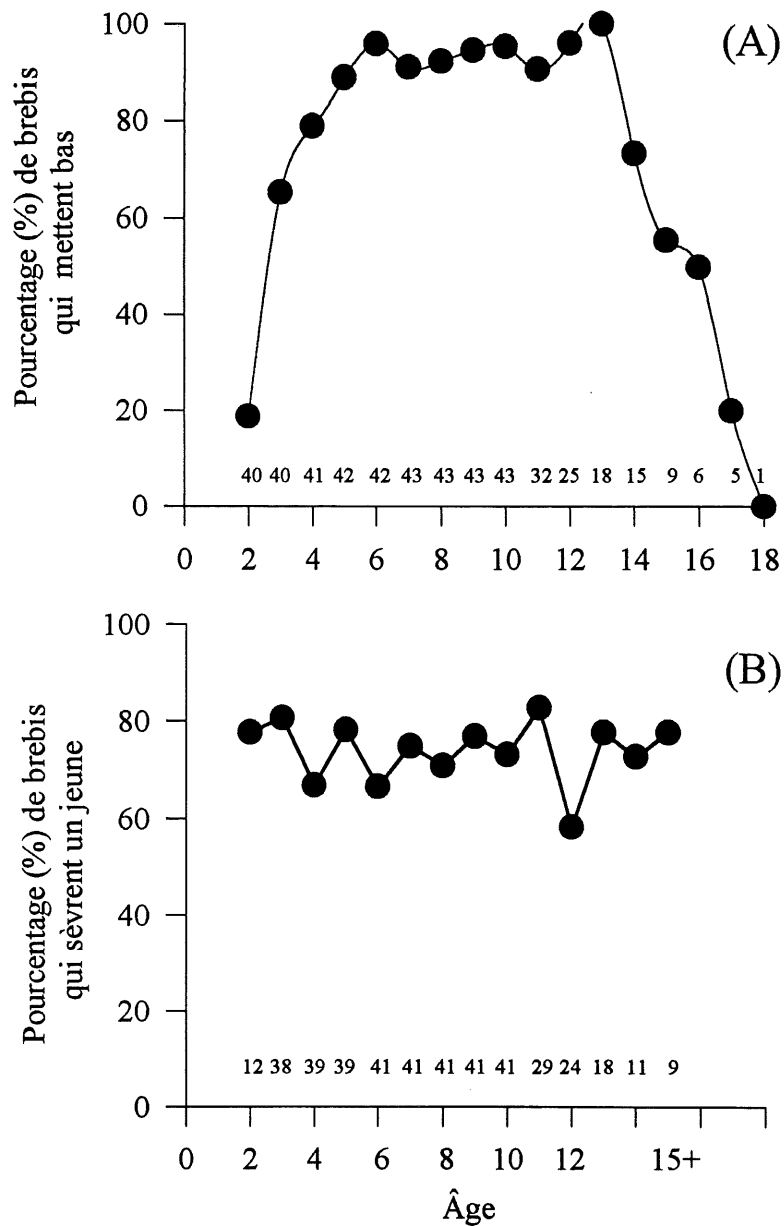


Figure 3.1 Pourcentage des brebis qui mettent bas (A) et qui sèvent un jeune (B) en fonction de l'âge maternel dans la population de Ram Mountain, de 1975 à 1995. Les tailles d'échantillons apparaissent au-dessus de l'abscisse et les calculs en (B) excluent les brebis sèches.

Tableau 3.1 Proportion des brebis qui mettent bas au printemps, en fonction des classes d'âge, pour la population de Ram Mountain, de 1975 à 1995. L'échantillon total est de 249 brebis.

Classes d'âge	mise bas	<i>n</i> (années-brebis)	%
6 à 13	oui	448	92,9
	non	34	7,1
14 à 18	oui	20	55,6
	non	16	44,4

Cependant, l'âge quadratique avait un effet négatif sur la production de jeunes (voir aussi Figure 3.1 A), mais n'avait pas d'effet sur le succès au sevrage (voir aussi Figure 3.1 B) et la moyenne du succès au sevrage pour tous les âges était de 74,2 %. La masse corporelle des brebis l'automne précédent affectait surtout la production de jeunes, avec un plus petit impact sur la survie jusqu'au sevrage (Tableau 3.2). La relation entre la masse corporelle et le succès reproducteur était positive, indiquant que les brebis dont la masse corporelle était supérieure à l'automne avaient de meilleures chances de se reproduire avec succès l'année suivante. La densité de population n'affectait que la survie au sevrage, qui diminuait en fonction d'une densité croissante. Le succès au sevrage était affecté de façon négative par le succès au sevrage l'année précédente, mais contrairement aux hypothèses des coûts de la reproduction, la probabilité de donner naissance était en relation positive avec le succès reproducteur antérieur (l'année précédente).

3.4.2 Reproduction à la fin de la vie en fonction de la reproduction au début de la vie

L'hypothèse alternative de départ prévoyait qu'un taux élevé de reproduction au début de la vie entraînerait une diminution de succès reproducteur tard dans la vie. Au contraire, pour les brebis de Ram Mountain, la relation entre le succès reproducteur avant l'âge de 7 ans et le succès reproducteur à partir de 8 ans était positive pour 2 des 3 comparaisons effectuées (Tableau 3.3). Pour les brebis de Sheep River, il y avait une relation positive entre le nombre de jeunes produits à partir de 8 ans qui ont survécu jusqu'à un an et le nombre de jeunes produits entre les âges de 2 et 7 ans qui ont survécu jusqu'à un an ($F_{1,16} = 5,61$, $P = 0,032$, $r^2 = 0,272$) (Figure 3.2).

En comparant les taux de reproduction tôt dans la vie aux taux de reproduction tard dans la vie pour la population de Ram Mountain, en utilisant des tests- t appariés, le seul résultat presque significatif fut la relation positive entre le nombre de jeunes sevrés par année entre

Tableau 3.2. Modèles de régressions logistiques testant le succès reproducteur des brebis (an 2) en fonction de leur reproduction antérieure (an 1), de leur masse corporelle l'automne précédent (an 1), de la densité de population et de leur âge, pour les brebis de la population de Ram Mountain d'une longévité d'au moins 6 ans. Le facteur "âge linéaire" est le facteur "âge" isolé, tandis que le facteur "âge quadratique" représente le facteur "âge" à la deuxième puissance. Tous les modèles présentés sont significatifs ($P < 0,05$).

Succès reproducteur	Facteurs	B^i	P^{ii}	R^{iii}
mise bas an 2	mise bas an 1	1,030	0,0004*	0,223
	masse an 1	0,113	0,0045*	0,170
	densité		NS ^{iv}	
	âge linéaire		NS	
	âge quadratique	-0,012	0,0001*	-0,247
	sevrage an 1	0,650	0,0017*	0,193
	masse an 1	0,130	0,0017*	0,193
	densité		NS	
	âge linéaire		NS	
	age quadratique	-0,012	0,0001*	-0,256
sevrage an 2	mise bas an 1	0,841	NS	
	masse an 1	0,047	0,032*	0,072
	densité	-0,024	0,0002*	-0,157
	âge linéaire		NS	
	âge quadratique		NS	
	sevrage an 1	-0,560	0,022*	-0,081
	masse an 1	0,042	0,056(*)	0,058
	densité	-0,026	0,0001*	-0,167
	âge linéaire		NS	
	âge quadratique		NS	

i : coefficient de régression

ii : probabilité de B

iii : corrélation partielle

iv : $P > 0,1$

Tableau 3.3 Régressions linéaires de la reproduction (nombre de jeunes) tôt dans la vie en fonction de la reproduction (nombre de jeunes) tard dans la vie, pour les brebis de Ram Mountain qui ont vécu au moins 8 ans et qui sont mortes de causes naturelles.

Reproduction entre 2 et 7 ans	Reproduction à partir de 8 ans	<i>F</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>	<i>r</i> ²
jeunes nés	jeunes sevrés	3,97	1,39	0,053(*)	0,092
jeunes sevrés	jeunes sevrés	8,29	1,39	0,006*	0,175
jeunes survivant jusqu'à 1 an	jeunes sevrés	1,18	1,40	0,28	0,029

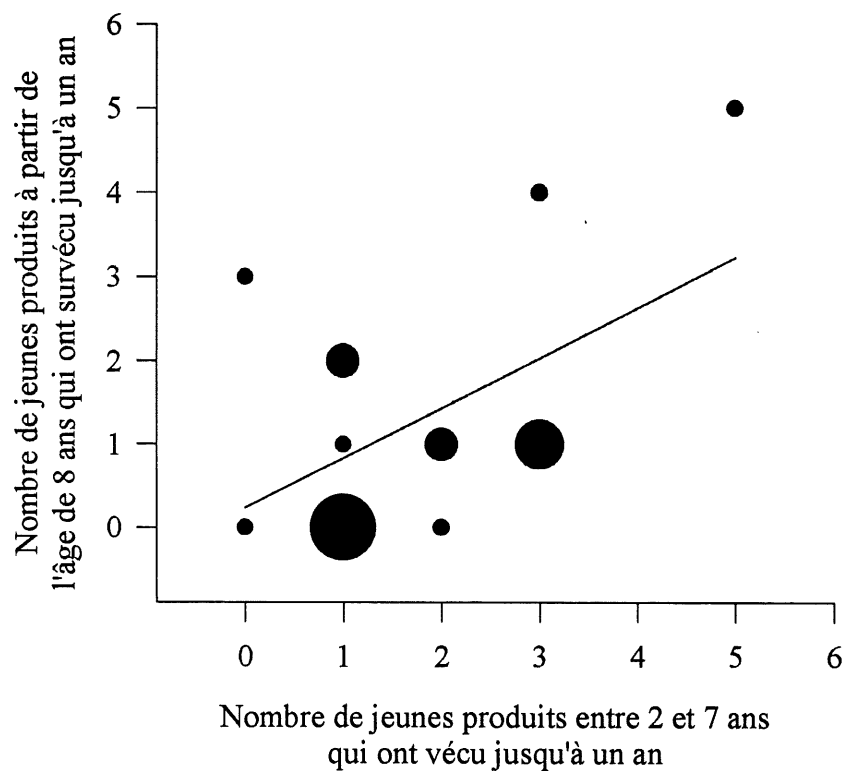


Figure 3.2 Nombre de jeunes produits à partir de l'âge de 8 ans qui ont survécu jusqu'à un an, en fonction du nombre de jeunes produits entre 2 et 7 ans qui ont survécu jusqu'à un an, pour les brebis de Sheep River. La taille des points représente le chevauchement de données: en ordre de croissance de diamètre, les points représentent respectivement 1 donnée, 2 données, 3 données et 4 données, pour un échantillon total de 17 données.

les âges de 2 et 7 ans et le nombre de jeunes sevrés après l'âge de 7 ans, pour les brebis d'une longévité de 8 à 10 ans (Tableau 3.4). Aucune des comparaisons pour les brebis de longévité de 11 ans et plus n'ont démontré de différences significatives. La reproduction tôt dans la vie ne semble donc pas entraîner de conséquences négatives à travers une diminution du potentiel de reproduction tard dans la vie, ni pour les brebis qui atteignent éventuellement la sénescence, ni pour celles qui meurent avant de montrer des signes de sénescence reproductive.

3.4.3 Longévité en fonction de la reproduction tôt dans la vie

Il était prévu que les brebis vivant longtemps se soient peu reproduites au début de leur vie. Les résultats obtenus étaient toutefois contraires à ceux escomptés. À Ram Mountain, la longévité était en relation positive avec le nombre de jeunes produits entre les âges de 2 et 7 ans ($F_{1,40} = 6,63$, $P = 0,014$, $r^2 = 0,142$) (Figure 3.3 A). La longévité était presque en relation positive avec le nombre de jeunes sevrés entre les âges de 2 et 7 ans ($F_{1,40} = 3,95$, $P = 0,054$, $r^2 = 0,090$). Les résultats pour la population de Sheep River concordent avec ceux de Ram Mountain: la relation entre la longévité et le nombre de jeunes produits entre les âges de 2 et 7 ans et qui ont survécu jusqu'à un an était positive ($F_{1,16} = 7,61$, $P = 0,015$, $r^2 = 0,337$) (Figure 3.3 B).

Les résultats de la Figure 3.4 confirment la relation entre la longévité et le succès reproducteur tôt dans la vie. À Ram Mountain, les brebis n'ayant vécu que de 8 à 10 ans ont produit plus souvent 4 jeunes entre les âges de 2 et 7 ans, comparativement aux brebis vivant au moins 11 ans. Les brebis ayant vécu le plus longtemps ont toutefois produit plus souvent 6 jeunes tôt dans leur vie comparativement aux brebis ayant vécu moins longtemps ($\chi^2 = 7,76$, $df = 2$, $P < 0,025$)

3.4.4 Longévité et succès reproducteur total

Tableau 3.4 Comparaisons entre les taux de reproduction tôt dans la vie (de 2 à 7 ans) et les taux de reproduction tard dans la vie (8 ans et plus), pour les brebis de Ram Mountain qui ont atteint la sénescence reproductive (longévité 11 ans et plus) et celles qui sont mortes avant d'atteindre la sénescence reproductive (longévité de 8 à 10 ans). Les taux de reproduction représentent le nombre de mises bas par année, le nombre de jeunes sevrés par année et le nombre de jeunes survivant jusqu'à l'âge d'un an, par année. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type.

	Reproduction entre 2 et 7 ans	Reproduction à partir de 8 ans	<i>dl</i>	<i>t_{apparié}</i>	<i>P</i>
Longévité de 8 à 10 ans					
mise bas	0,81 \pm 0,11	0,89 \pm 0,26	20	1,31	0,20
sevrage	0,63 \pm 0,14	0,79 \pm 0,37	20	2,07	0,052(*)
survie 1 an	0,40 \pm 0,18	0,38 \pm 0,46	20	0,14	0,89
Longévité 11 ans +					
mise bas	0,88 \pm 0,16	0,89 \pm 0,15	20	0,21	0,84
sevrage	0,68 \pm 0,18	0,65 \pm 0,22	20	-0,50	0,62
survie 1 an	0,35 \pm 0,19	0,32 \pm 0,20	20	-0,63	0,54

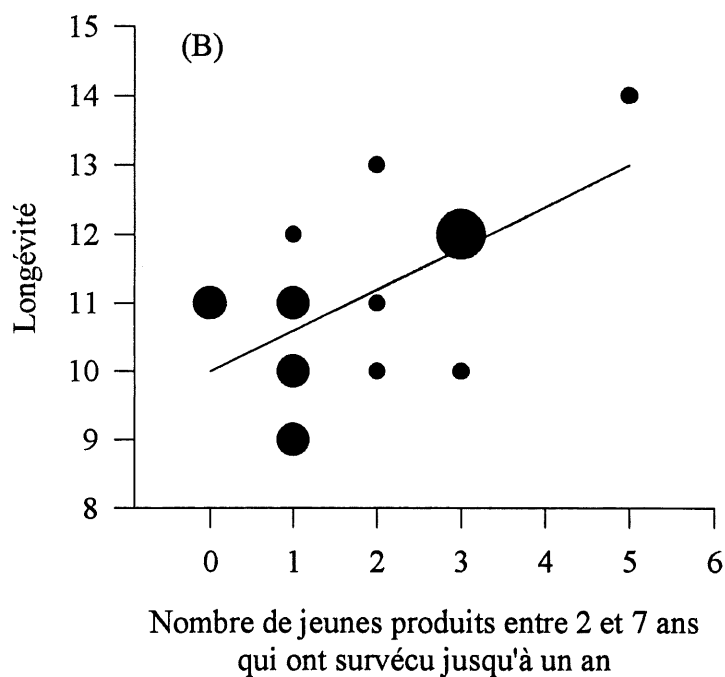
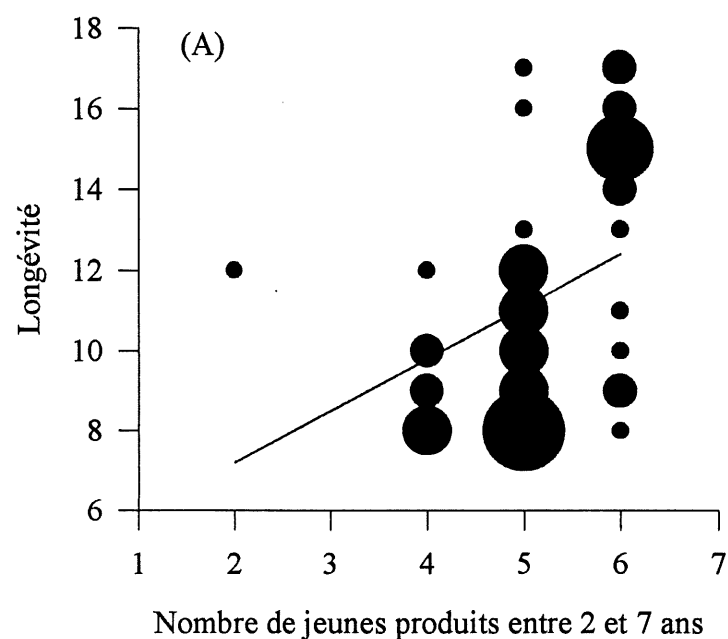


Figure 3.3 Longévité des brebis en fonction du nombre de jeunes produits entre 2 et 7 ans, pour les brebis de Ram Mountain (A) et en fonction du nombre de jeunes produits entre 2 et 7 ans qui ont survécu jusqu'à un an, pour les brebis de Sheep River (B). Ces analyses ne considèrent que les brebis avec une longévité d'au moins 8 ans. La taille des points représente le chevauchement de données: en ordre de croissance de diamètre, les points représentent respectivement 1 donnée, 2 données, 3 données, 4 puis 6 données, pour un échantillon total de 41 données en (A) et 17 données en (B).

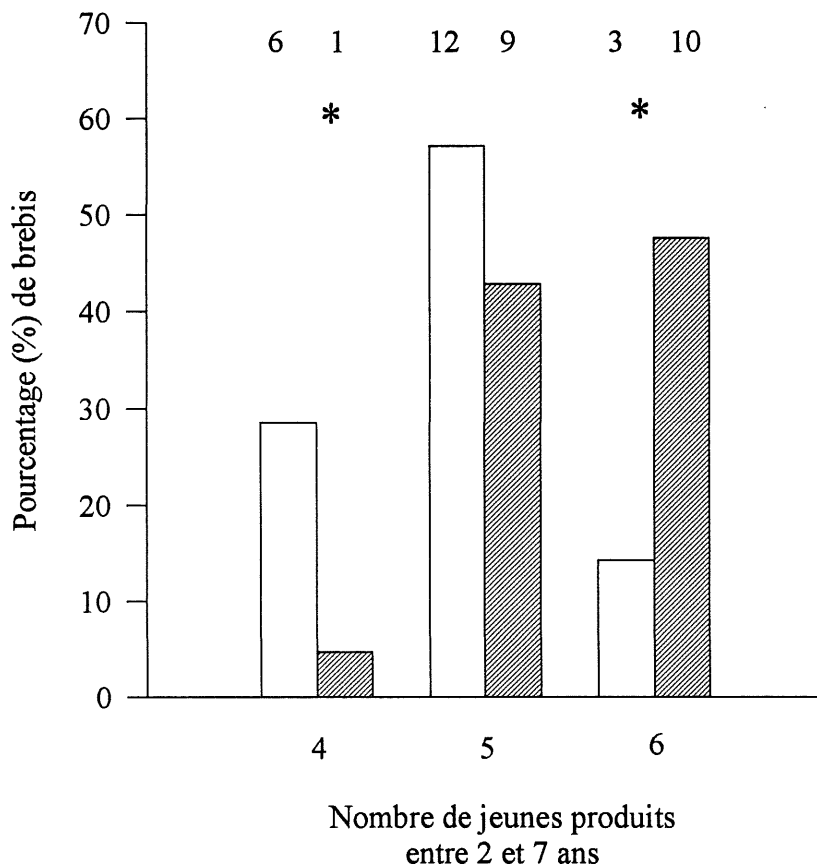


Figure 3.4 Pourcentage de brebis dans les catégories de longévité de 8 à 10 ans (colonnes blanches) et 11 ans et plus (colonnes rayées) en fonction du nombre de jeunes produits entre les âges de 2 et 7 ans. Vingt et une brebis ont été échantillonnées pour chacune des catégories de longévité. Le nombre de brebis (parmi les 21 échantillonnées pour chaque catégorie) qui ont produit respectivement 4, 5 ou 6 jeunes au début de leur vie apparaissent au-dessus de chaque colonne. Les différences significatives entre les paires de colonnes sont indiquées par un astérisque (se référer au texte). Cette analyse ne considère que les brebis de Ram Mountain.

Il existait une relation positive très marquée entre le succès reproducteur total et la longévité, que le succès reproducteur soit mesuré à travers le nombre de jeunes nés ($F_{1,83} = 1776,73$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,955$) (Figure 3.5 A), sevrés ($F_{1,83} = 591,77$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,877$) (Figure 3.5 B), ou survivant jusqu'à l'âge d'un an ($F_{1,83} = 131,96$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,614$) (Figure 3.5 C). Ces résultats confirment que la longévité devrait être soumise à des pressions sélectives favorisant une augmentation de la durée de vie maximale.

3.4.5 Masse corporelle et longévité

L'hypothèse alternative de départ prévoyait que les brebis qui étaient les plus lourdes lorsque jeunes auraient vécu le plus longtemps. Pour les brebis ayant vécu au moins 8 ans, la longévité suit une relation exponentielle en fonction de la masse moyenne le 15 septembre entre les âges de 4 et 7 ans ($F_{1,42} = 16,89$, $P = 0,0002$, $r^2 = 0,287$; $y = 1,86e^{0,025x}$) (Figure 3.6). Afin de contrôler les effets de la densité de population sur la masse corporelle, le même test a été effectué n'utilisant que les brebis d'une longévité d'au moins 8 ans, mais qui étaient nées au plus tard en 1983. La relation est demeurée significative ($F_{1,35} = 9,30$, $P = 0,0043$, $r^2 = 0,210$; $y = 1,86e^{0,021x}$). Les brebis nées au plus tard en 1983 et qui avaient vécu de 8 à 10 ans avaient une masse corporelle moyenne, entre les âges de 4 et 7 ans, qui était de 6 % inférieure (masse moyenne = $68,4 \pm 4,9$ kg, $n = 18$) à celle des brebis d'une longévité d'au moins 11 ans (moyenne = $72,9 \pm 4,3$ kg, $n = 21$) ($t_{35} = 2,95$, $P = 0,006$). En retirant les brebis avec une masse corporelle moyenne inférieure à 65 kg, la relation exponentielle est demeurée significative lorsque toutes les brebis étaient échantillonnées ($F_{1,36} = 7,43$, $P = 0,0098$, $r^2 = 0,171$) et lorsque seules les brebis nées au plus tard en 1983 étaient échantillonnées ($F_{1,31} = 4,40$, $P = 0,044$, $r^2 = 0,118$).

3.4.6 Masse corporelle des brebis en fonction de l'âge

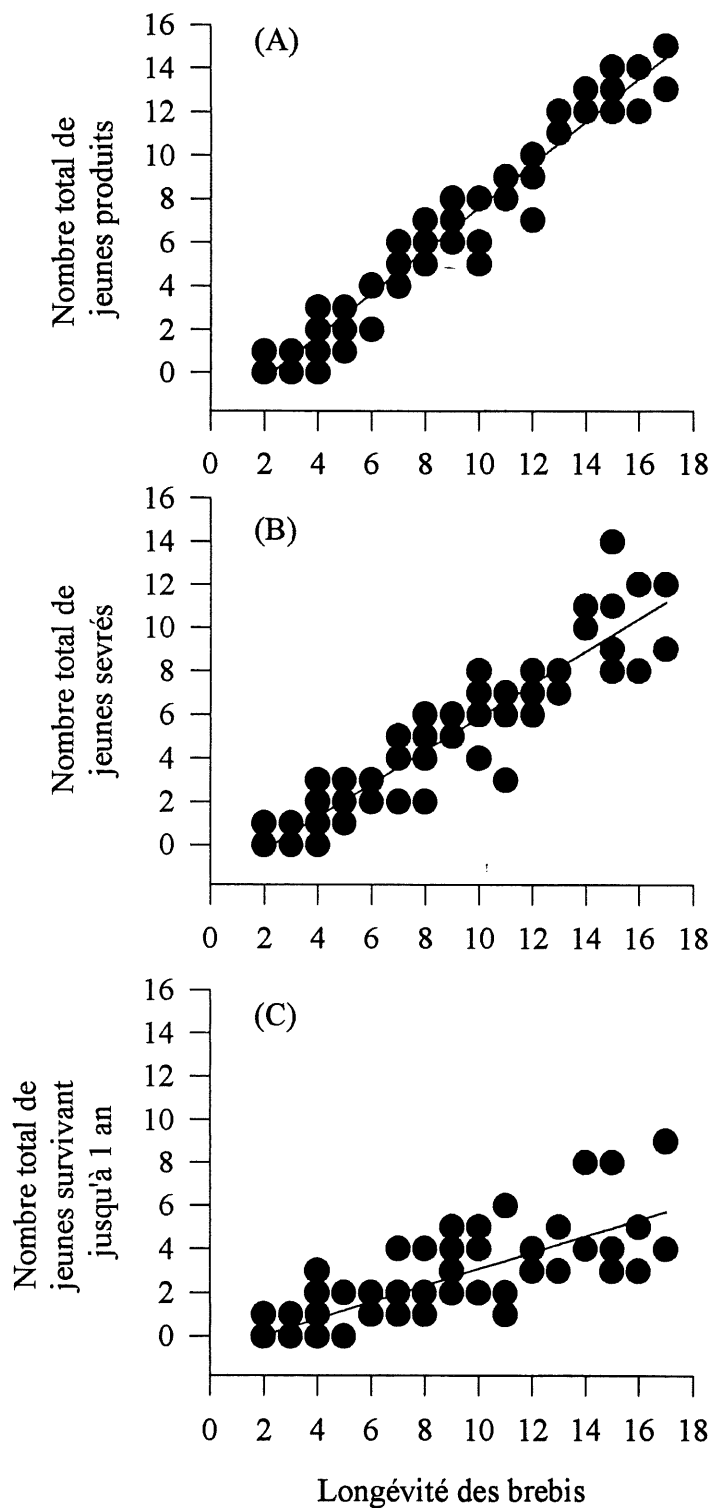


Figure 3.5 Succès reproducteur total des brebis de Ram Mountain, mesuré en fonction du nombre de jeunes produits (A), sevrés (B) et survivant jusqu'à l'âge d'un an (C), en fonction de la longévité des brebis. Quarante-quatre brebis ont été échantillonnées pour chaque graphe.

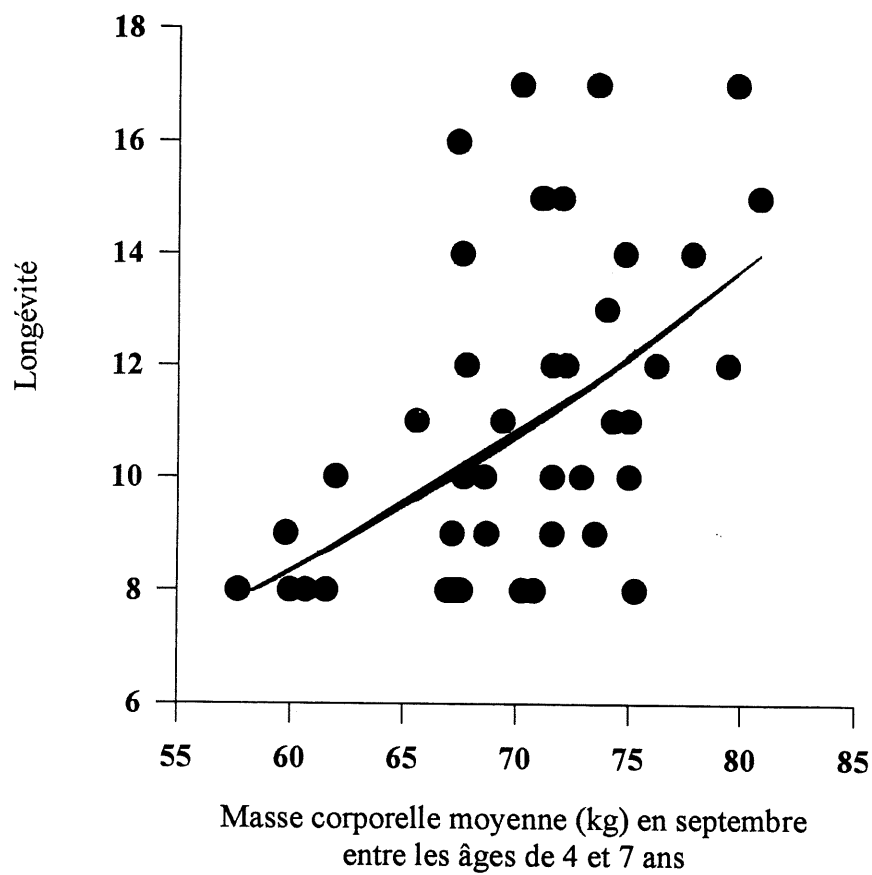


Figure 3.6 Longévité en fonction de la masse corporelle moyenne le 15 septembre calculée entre les âges de 4 et 7 ans, pour les brebis de Ram Mountain ayant vécu au moins 8 ans.

Les changements de masse corporelle en fonction de l'âge ont été vérifiés à travers des analyses de masses ajustées. La masse le 15 septembre a été examinée en premier, puisque c'est la variable pouvant mieux refléter la condition des brebis avant le rut à l'automne, ainsi que leur capacité de survie hivernale (Festa-Bianchet *et al.*, soumis). La masse corporelle moyenne des brebis a commencé à diminuer après l'âge de 10 ans ($F_{2,943} = 391,72$, $P < 0,0001$, $r^2 = 0,454$; masse corporelle le 15 septembre = $4,258 \cdot \text{âge} - 0,201 \cdot \text{âge}^2 + 51,945$; point critique = 10,6 ans) (voir aussi Figure 3.7). La masse ajustée au 5 juin suivait le même patron ($F_{2,954} = 476,35$, $P < 0,0001$, $r^2 = 0,500$; masse corporelle le 5 juin = $4,603 \cdot \text{âge} - 0,213 \cdot \text{âge}^2 + 35,589$; point critique = 10,8 ans).

Quoique des tests-*t* appariés n'aient pas réussi à démontrer de changements significatifs en masse corporelle entre 2 années consécutives, il existait clairement une tendance de perte de masse après l'âge de 10 ans, particulièrement pour la masse en septembre (Figure 3.8). Des tests-*t* appariés comparant la masse corporelle moyenne en septembre entre 7 et 11 ans à la masse corporelle moyenne en septembre après l'âge de 11 ans ont confirmé que les brebis survivant au moins jusqu'à l'âge de 12 ans subissent une perte de masse après l'âge de 10 ans (Tableau 3.5). Il n'y avait pas de perte de masse apparente pour les comparaisons de la masse moyenne le 5 juin entre les âges de 7 et 10 ans et la masse moyenne à partir de 11 ans.

Parce que les résultats précédents ont démontré que les vieilles brebis subissaient une perte de masse corporelle à la fin de leur vie, nous avons vérifié l'existence d'une perte de masse corporelle à la fin de la vie pour les brebis mortes avant l'âge de 10 ans. Puisque les brebis qui vivent longtemps sont plus lourdes lorsqu'elles sont jeunes par comparaison à celles qui ont une longévité plus courte, il est possible qu'une perte de masse à la fin de la vie chez les brebis qui meurent jeunes soit masquée par un regroupement des données avec les brebis qui vivent longtemps. Pour les masses le 15 septembre, les brebis mortes avant l'âge de 11 ans n'ont pas démontré de perte de masse corporelle à la fin de leur vie

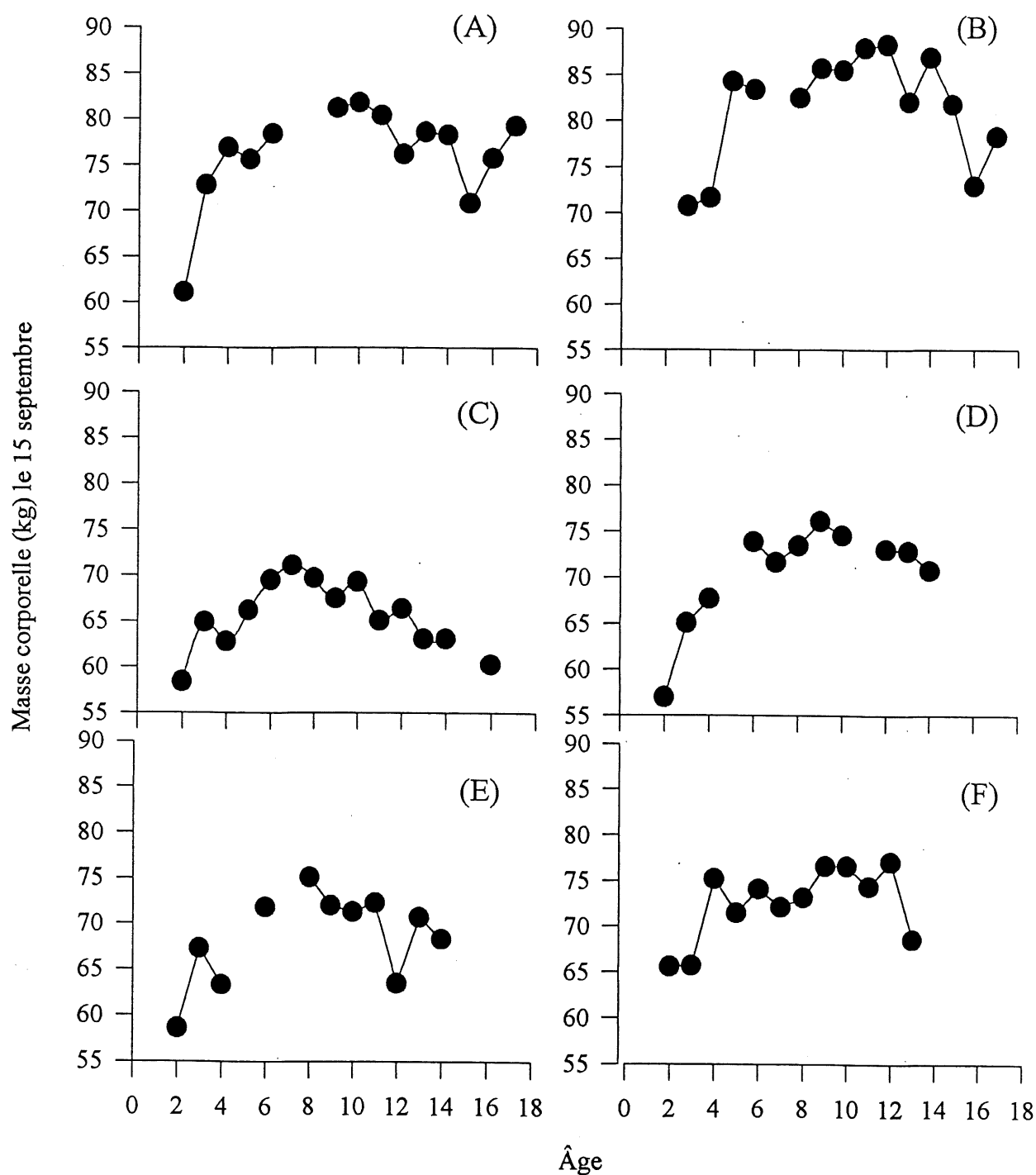


Figure 3.7 Patrons individuels de la masse corporelle le 15 septembre en fonction de l'âge: (A) brebis 21i, encore vivante à 17 ans; (B) brebis 7g, morte à 17 ans; (C) brebis 7i, morte à 16 ans; (D) brebis 22j, morte à 15 ans; (E) brebis 11i, morte à 14 ans; (F) brebis 16m, encore vivante à 13 ans. La discontinuité des courbes pour certaines brebis est due à un manque de données 58 pour certaines années.

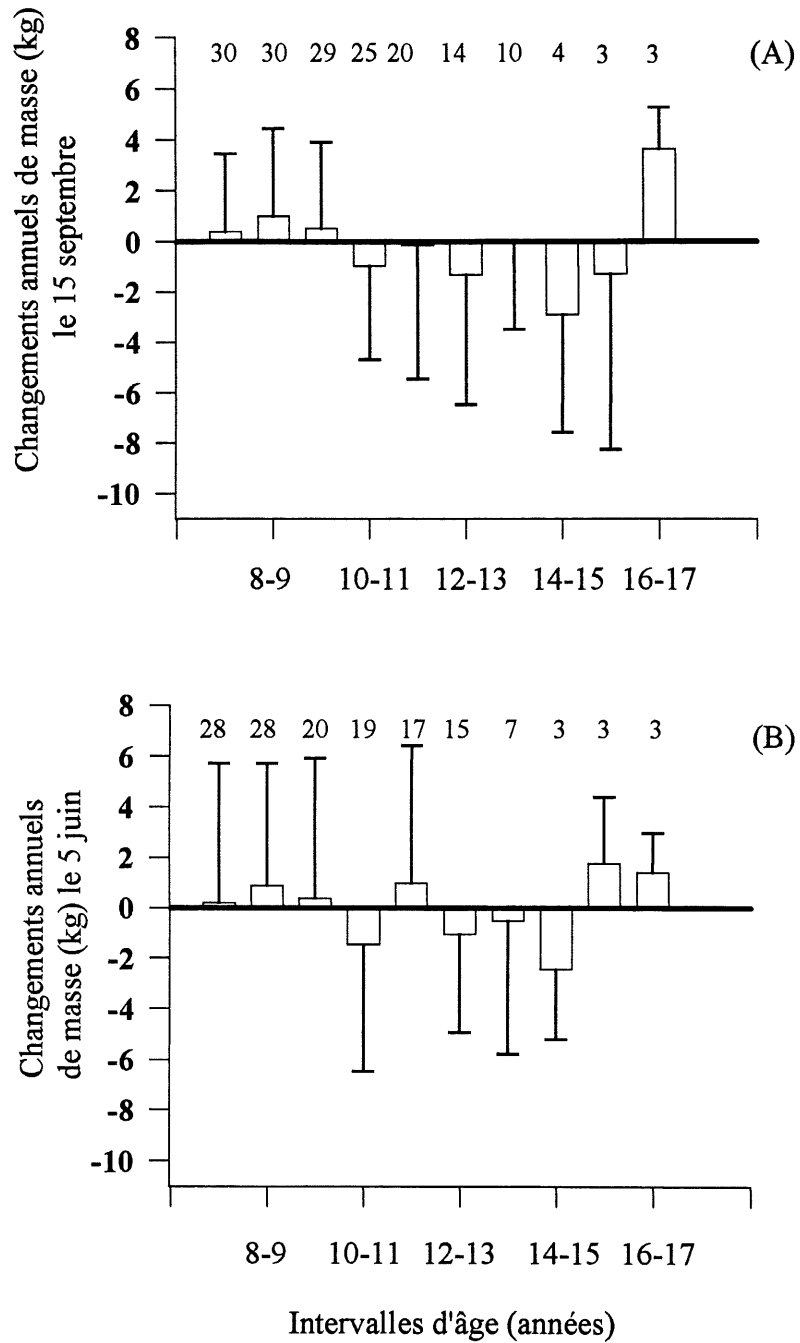


Figure 3.8 Changements annuels de masse corporelle le 15 septembre (A) et le 5 juin (B), pour les brebis de la population de Ram Mountain d'une longévité d'au moins 10 ans. La taille des échantillons apparaît au-dessus de chaque colonne.

Tableau 3.5 Comparaisons des masses moyennes le 15 septembre et le 5 juin entre les catégories d'âge, pour les brebis de Ram Mountain d'une longévité d'au moins 12 ans. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type et représentent la différence entre la masse moyenne de 11 ans et plus et la masse moyenne des plus jeunes âges (voir exempleⁱ).

Âge	Différence moyenne (kg)	<i>t</i> apparié	<i>dl</i>	<i>P</i>
Masse le 15 septembre				
7 à 10 vs 11+	-1,6 ⁱ \pm 2,5	-2,64	16	0,018*
8 à 10 vs 11+	-1,9 \pm 3,7	-2,13	16	0,049*
Masse le 5 juin				
7 à 10 vs 11+	-0,6 \pm 4,2	-0,61	15	0,55
8 à 10 vs 11+	-0,02 \pm 5,2	-0,01	15	0,99

ⁱ = masse moyenne 11 ans et plus - masse moyenne entre 7 et 10 ans

(Tableau 3.6). Pour les masses le 5 juin, il y avait une augmentation significative entre la masse moyenne calculée entre 6 et 8 ans et la masse à l'âge de 10 ans. Les brebis mortes avant la sénescence reproductive ne démontraient donc pas de perte de masse annuelle en septembre à la fin de leur vie. Toutefois, les petites tailles d'échantillons requièrent une interprétation conservatrice de ces résultats.

3.5 DISCUSSION

3.5.1 Sénescence reproductive et perte de masse corporelle chez les vieilles brebis

La sénescence reproductive est apparue chez les brebis de Ram Mountain âgées de 14 ans et plus, à travers une diminution de la production de jeunes. Cette réduction du succès reproducteur apparaît en moyenne 3 ans après le début de la perte de masse corporelle (c'est-à-dire à partir de 11 ans). Il semblerait donc que les coûts de la reproduction se manifestent, chez les vieilles brebis, à travers une perte de condition corporelle qui précéderait la sénescence reproductive. Les variations en réserves adipeuses sont responsables de la majeure partie des pertes de masse saisonnières chez les mammifères adultes de régions septentrionales (Abbott *et al.*, 1984; Atkinson et Ramsay, 1995). Bien que la valeur prédictive de la relation entre la masse corporelle et la composition corporelle soit faible chez certains petits mammifères (Virgl et Messier, 1993), la relation entre la masse corporelle et les réserves adipeuses est validée chez certains grands mammifères (Rumpler *et al.*, 1987; Ryg *et al.*, 1990; Arnould, 1995). La perte annuelle de masse corporelle après l'âge de 10 ans, chez les brebis du mouflon d'Amérique, devrait ainsi refléter une diminution de la condition corporelle qui serait surtout reliée à une réduction des réserves adipeuses. Il n'est toutefois pas possible d'éliminer l'hypothèse qui prédit que les brebis sénescences subissent également une certaine perte de masse musculaire et ce, à travers des processus physiologiques dégénératifs associés au vieillissement (Medina, 1996).

Tableau 3.6 Comparaisons des masses moyennes le 15 septembre et le 5 juin entre différentes catégories d'âge, pour les brebis de Ram Mountain d'une longévité de 7 à 10 ans. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type et représentent la différence entre la masse moyenne des âges avancés et la moyenne des âges plus jeunes (voir exemple ⁱ).

Classes d'âge (années)	Différence moyenne (kg)	<i>t</i> apparié	<i>dl</i>	<i>P</i>
Masse le 15 septembre				
7 à 9 vs 10	0,1 ⁱ \pm 1,0	1,03	2	0,86
6 à 8 vs 10	0,9 \pm 1,0	1,61	2	0,25
6 à 8 vs 9 à 10	-2,6 \pm 6,4	-1,47	6	0,19
6 à 8 vs 9	-5,3 \pm 7,9	-2,28	2	0,15
Masse le 5 juin				
7 à 9 vs 10	6,5 \pm 3,2	3,49	2	0,073(*)
6 à 8 vs 10	5,6 \pm 1,9	5,10	2	0,036*
6 à 8 vs 9 à 10	0,4 \pm 5,5	0,20	7	0,85
6 à 8 vs 9	-1,6 \pm 5,4	0,78	6	0,46

ⁱ = masse à 10 ans - masse moyenne entre 7 et 9 ans

La condition corporelle d'un individu est définie comme le statut de ses réserves métaboliques par rapport à ses besoins énergétiques (Newton, 1993), ou encore comme la proportion de ses réserves adipeuses par rapport à sa masse corporelle totale (voir revue dans Pawlina *et al.*, 1993). Une perte de condition corporelle peut influencer diverses étapes du cycle reproducteur des femelles. La condition corporelle agit notamment sur l'ovulation (Leader-Williams et Rosser, 1983), la capacité de concevoir (Boyd, 1984) et la masse des jeunes (Iverson *et al.*, 1993; Atkinson et Ramsay, 1995). Une réduction de la masse corporelle chez les brebis sénescences pourrait ainsi contribuer à un dérèglement de leurs cycles hormonaux lors de la période d'accouplement à l'automne (diminuant leurs chances de concevoir) ou réduire leur capacité de mener à terme la gestation, engendrant la diminution de production de jeunes observée chez ces brebis. Chez les primates, une des hypothèses servant à expliquer la diminution du succès reproducteur chez les femelles sénescences est une phase, comparable à la ménopause (Takahata *et al.*, 1995), caractérisée par des changements hormonaux; ces changements réduiraient la capacité de concevoir, même en présence d'une condition corporelle adéquate. Ce phénomène est normalement accompagné d'une période post-reproductive pendant laquelle les femelles ne se reproduisent pas et pouvant durer plusieurs années (Ratnayeke, 1994). Les données de succès reproducteur de Ram Mountain démontrent toutefois que les brebis du mouflon d'Amérique peuvent se reproduire jusqu'à la fin de leur vie, c'est-à-dire jusqu'à l'âge de 17 ans, alors que la longévité maximale mesurée est de 18 ans. Ces observations concordent avec d'autres qui ont été faites chez certains primates, où il existe peu de différences entre les jeunes et les vieilles femelles au niveau des comportements sexuels pendant le cycle d'oestrus (Wolfe et Noyes, 1981). La durée du cycle d'oestrus peut cependant être plus courte chez les femelles sénescences, ce qui pourrait expliquer en partie leur diminution de fécondité (Wolfe et Noyes, 1981). Dans la population de Ram Mountain, il n'est malheureusement pas possible d'obtenir des données sur les comportements des individus lors de la période d'accouplement, donc ces hypothèses ne peuvent être testées.

Chez les ruminants, la théorie de l'usure mécanique est parfois utilisée pour expliquer l'apparition de la sénescence chez les individus âgés. Non pas comme les rongeurs, qui ont des incisives à croissance perpétuelle, les molaires des ruminants s'usent continuellement avec l'âge (Skogland, 1988) et ne sont pas renouvelées, ce qui peut affecter leur digestion et par conséquent leur capacité d'accumuler des réserves corporelles. Le taux d'usure peut également dépendre du type de végétation ingérée: si les individus doivent brouter une végétation à faible croissance, poussant à ras le sol, ils auront tendance à ingérer plus de particules minérales, ce qui peut accélérer l'usure de leurs dents. Skogland (1988) a démontré que chez les femelles du renne, l'index de tissus adipeux internes (« kidney fat index ») était relié à la taille (hauteur) des molaires et que la hauteur de ces dernières diminuait avec l'âge; d'autre part, une perte de condition corporelle (interprétée comme conséquence de l'usure des dents) se traduisait par une diminution du succès reproducteur. Il est plausible que l'usure des dents puisse jouer un certain rôle dans la perte de masse corporelle chez les vieilles brebis de Ram Mountain (affectant ainsi par la suite la production de jeunes). Malheureusement, les données ne sont pas disponibles pour vérifier cette hypothèse. L'hypothèse de l'usure des dents ne saurait toutefois pas expliquer pourquoi le succès au sevrage est maintenu chez les brebis sénescences et pourquoi, lorsqu'elles sont sèches ou lorsqu'elles perdent leur jeune à la naissance, les vieilles brebis ont tendance à accumuler de la masse au lieu d'en perdre (Bérubé *et al.*, en préparation). Il est donc vraisemblable que des causes autres que l'usure des dents agissent également sur l'apparition de la sénescence; ainsi, les causes évolutives de la sénescence (pléiotropie antagoniste) devraient être considérées en même temps que les causes mécaniques (usure des dents) (Rose, 1991).

3.5.2 Relations entre la reproduction au début de la vie, la reproduction à la fin de la vie et la longévité.

3.5.2.1 Relation avec la masse corporelle

Contrairement aux prévisions initiales, il n'existait pas de compromis d'ordre général entre le succès reproducteur au début de la vie et la reproduction tard dans la vie, ni entre le succès reproducteur au début de la vie et la longévité. Au contraire, pour les deux populations de mouflons, la relation entre ces variables avait tendance à être positive: les brebis vivant durant au moins 11 ans avaient été de "bonnes" reproductrices au lieu d'en être de "mauvaises" lorsqu'elles étaient jeunes, et elles se reproduisaient également bien lorsqu'elles étaient vieilles. Ces résultats vont à l'encontre de ceux que Boyd *et al.* (1995) ont trouvés chez le phoque d'Antarctique, où les femelles qui vivent longtemps sont celles qui se sont peu reproduites au début de leur vie. Des corrélations phénotypiques positives entre la reproduction au début de la vie et la reproduction à la fin de la vie ont également été rapportées chez certaines espèces d'insectes et d'oiseaux (Stearns, 1992). La masse corporelle est un bon indicateur du potentiel de reproduction chez plusieurs mammifères (Green et Rothstein, 1991; Saether et Heim, 1993; Morris, 1996) et au niveau inter-spécifique chez ces derniers, il existe une relation positive entre la longévité et la masse corporelle (Eisenberg, 1981). Les résultats de la présente étude ont également démontré que la production de jeunes était en relation positive avec la masse corporelle maternelle au mois de septembre précédent, ce qui est analogue à des résultats retrouvés chez d'autres ongulés (Cameron *et al.*, 1993). Étant donné que dans la population de Ram Mountain, les brebis qui ont vécu longtemps étaient plus lourdes, il est possible que les différences en potentiel de reproduction entre les brebis qui vivent longtemps et celles qui meurent plus jeunes soient reliées aux différences en masse corporelle. Quelques études chez les petits mammifères ont rapporté une relation positive entre la masse corporelle et la longévité ainsi que le succès reproducteur des femelles (campagnols *Microtus townsendii*: Anderson et Boonstra, 1979; spermophiles: Dobson et Murie, 1987; écureuils roux *Sciurus vulgaris*: Wauters et Dhondt, 1995). Chez ces espèces, la taille corporelle des femelles est associée à une meilleure capacité d'obtenir et de défendre les territoires qui ont les meilleures sources de nourriture (Wauters et Dhondt, 1995). Chez le mouflon d'Amérique, les brebis ne défendent pas de territoire précis et l'accès aux ressources

alimentaires n'est normalement pas géré par la compétition (Eccles et Shackleton, 1986; Festa-Bianchet, 1991). Bien que le statut de dominance sociale des brebis de Sheep River soit fortement relié à l'âge (Festa-Bianchet, 1991; voir aussi Hass, 1991), comme chez d'autres ongulés (Rutberg, 1986a; Thouless et Guinness, 1986), leur succès reproducteur n'est pas associé à un rang social élevé (Festa-Bianchet, 1991). Si par contre, pendant la saison hivernale, les brebis doivent se nourrir à partir de cratères creusés dans la neige, il est possible que les plus grosses brebis obtiennent un accès préférentiel à ces sources de nourriture localisées (Rutberg, 1986a; Barrette et Vandal, 1990). Ce genre de situation pourrait expliquer en partie une meilleure survie et un meilleur succès reproducteur des grosses brebis.

3.5.2.2 Stratégies dépendantes de la condition

Les résultats de cette étude soutiennent l'hypothèse de reproduction dépendante de la condition ("state-dependent reproduction") pour les brebis du mouflon d'Amérique. La théorie sur les traits d'histoire de vie dépendants de la condition s'appuie sur la condition d'un organisme pour déterminer sa distribution optimale de reproduction au cours de sa vie (Marrow *et al.*, 1996; McNamara et Houston, 1996; Morris, 1996). Des paramètres tels que la taille de la couvée et la fréquence de reproduction varient souvent en fonction de la condition d'un individu. Cependant, chez les mouflons d'Amérique, la taille de la portée est invariablement fixée à un jeune et la reproduction est contrainte à seulement une mise bas par année. Étant donné les corrélations phénotypiques positives apparues entre leurs divers traits d'histoire de vie, les brebis de la population de Ram Mountain qui ont une longévité importante sont probablement au-dessus du seuil critique de condition corporelle en ce qui a trait aux contraintes énergétiques et ce, pendant la majeure partie de leur vie (voir Byers et Moodie, 1990), puisqu'elles demeurent productives très tard dans leur vie. Byers et Moodie (1990) ont postulé que chez l'antilope d'Amérique (*Antilocapra americana*), les coûts différentiels de reproduction entre les progénitures mâles et femelles

devraient affecter certaines mères et non d'autres. Une étude antérieure a démontré que, pour les populations de Ram Mountain et de Sheep River, les agneaux sont plus coûteux à élever que les agnelles (Bérubé *et al.*, 1996). À la lueur des résultats actuels, il est possible que ces coûts différentiels de reproduction soient plus importants pour les brebis qui meurent jeunes (avant l'âge de 10 ans) comparativement à celles qui survivent longtemps.

D'importants compromis associés à la reproduction n'affectent probablement que les brebis qui n'ont pas le même potentiel de reproduction ou les mêmes réserves énergétiques des brebis qui ont vécu longtemps. L'évolution de stratégies de reproduction qui contrebalanceraient les coûts de la reproduction sur l'étendue d'une vie pourrait être une caractéristique seulement rencontrée chez des brebis de qualité moyenne ou inférieure à la moyenne. Les brebis de longévité importante, qui étaient plus lourdes lorsque jeunes, pourraient ne pas être sujettes à des contraintes énergétiques associées à la reproduction, du moins pendant le début de leur vie. Bien que la plupart des brebis qui ont vécu longtemps soient nées au plus tard en 1983, c'est-à-dire pendant les années à faible densité de population, leurs années de naissance variaient de 1973 à 1983. Ceci permet de contrôler la possibilité de variables environnementales qui auraient pu être optimales pendant une ou quelques années particulières et qui auraient pu contribuer à la production de brebis de haute qualité phénotypique. De même, bien qu'il soit possible que des corrélations phénotypiques ne reflètent pas adéquatement le potentiel de reproduction individuel (van Noordwijk et de Jong, 1986), la variété de comparaisons fournies dans cette étude et le fait que les résultats soient concordants entre deux populations de mouflons soutiennent davantage l'hypothèse de qualité individuelle supérieure chez les brebis qui atteignent la sénescence.

Les résultats démontrent que ce ne sont pas toutes les brebis qui étaient lourdes lorsqu'elles étaient jeunes qui ont vécu longtemps, mais que la plupart des brebis qui ont vécu longtemps étaient lourdes au début de leur vie. Parmi celles qui ont survécu jusqu'à

l'âge de 2 ans, seulement 35 % ont atteint l'âge de 11 ans (Jorgenson *et al.*, sous presse). Il est possible que les brebis qui ont vécu longtemps aient possédé un génotype qui, lorsque mis en tandem avec des conditions environnementales favorisant une importante masse corporelle tôt dans la vie, ait engendré une qualité phénotypique et un potentiel de reproduction supérieurs exprimés tout au long de leur vie. Étant donné que chez les brebis, la masse corporelle adulte est à toutes fins pratiques atteinte à l'âge de 4 ans (Festa-Bianchet *et al.*, 1996), la masse moyenne entre les âges de 4 et 7 ans représente une masse moyenne pour des brebis adultes et non pour des brebis en phase de croissance. Les brebis qui sont plus légères pendant cette période de la vie présentent donc une masse adulte inférieure qui ne sera pas compensée par une phase de croissance ultérieure. Les brebis de 11 ans et plus étaient les seules à vivre assez longtemps pour démontrer des signes de sénescence, mais elles avaient également démontré un succès reproducteur supérieur entre les âges de 2 et 7 ans et elles possédaient le meilleur succès reproducteur total parmi la population. La longévité a été établie comme étant un facteur déterminant au niveau du succès reproducteur total chez d'autres espèces (Le Boeuf et Reiter, 1988; Patridge et Sibley, 1991). Il existe ainsi un potentiel pour que la sélection naturelle agisse sur les différences en qualité individuelle à travers l'"héritabilité" des facteurs génétiques associé à la masse corporelle ou à la longévité (Edney et Gilt, 1968).

Il peut parfois arriver que les patrons de mortalité mesurés au niveau d'une population (en regroupant tous les individus de la population) diffèrent de ceux des sous-échantillons de cette même population (Vaupel et Yashin, 1985). Catégoriser les individus d'une population en fonction d'une variable qui décrit leur qualité individuelle peut produire de telles différences. Certaines études ont démontré des patrons différentiels de mortalité, selon lesquels les individus de qualité inférieure meurent très jeunes, alors que la probabilité de survie des individus de meilleure qualité demeure élevée pendant une plus longue période de temps (Forslund et Pärt, 1995). Il est donc important de considérer l'hétérogénéité des échantillons lorsqu'elle cause des différences au niveau des patrons de

la variable étudiée (Manton *et al.*, 1986; Pemberton *et al.*, 1991; Burnham et Rexstad, 1993). Les résultats de ce chapitre ont démontré que dans le cas des brebis du mouflon d'Amérique, la masse corporelle peut être considérée comme variable indicatrice du potentiel de reproduction et de la longévité. Ainsi, dans le contexte d'analyses ultérieures sur les coûts de la reproduction, la masse corporelle ou la longévité pourront être utilisées pour départager l'hétérogénéité en qualité individuelle pour permettre une meilleure interprétation des coûts de la reproduction.

À Ram Mountain, les brebis qui ont atteint la sénescence étaient en moyenne 8 % plus lourdes entre les âges de 4 et 7 ans, comparativement aux brebis mortes avant l'âge de 11 ans, et elles perdaient en moyenne 0,5 kg par année pendant la phase de sénescence. L'intervalle de 3 ans entre le début de perte de masse corporelle et la sénescence reproductive pourrait indiquer que les brebis doivent atteindre un seuil critique inférieur de masse corporelle avant que le potentiel de reproduction ne commence à chuter. Des seuils critiques de masse corporelle ont été identifiés chez des ongulés où la reproduction dépend de la condition corporelle (Leader-Williams, 1988; Schwartz et Hundertmark, 1993). S'il existe de tels seuils critiques pour le potentiel de reproduction chez les vieilles brebis, alors leur fécondité ne devrait diminuer que lorsque leur masse corporelle se trouve en deçà de ce seuil. De plus, ce seuil critique pourrait varier selon les individus (Festa-Bianchet *et al.*, en prép.). Chez les brebis qui atteignent la sénescence, la plus grande masse corporelle apparaissant tôt dans la vie pourrait également expliquer pourquoi la sénescence reproductive n'apparaît qu'après l'âge de 13 ans, alors qu'en général, la survie des brebis de la population commence à diminuer après l'âge de 7 ans (Jorgenson *et al.*, sous presse). Selon le principe de mortalité différentielle en fonction de la condition des individus, expliqué ci-dessus, il est raisonnable de s'attendre à ce que les plus petites brebis, qui ont un potentiel de reproduction inférieur, succombent aux coûts de la reproduction par une mort précoce. Les petites tailles d'échantillon pour les analyses

de données appariées n'ont pas permis de démontrer s'il existait une perte de masse à la fin de la vie chez les brebis qui mouraient entre 8 et 10 ans.

3.5.3 Coûts associés à la masse corporelle

Parmi les ongulés septentrionaux, il existe une certaine variabilité inter-individuelle au niveau de la quantité de matières adipeuses accumulées pendant la saison estivale. Certaines théories stipulent donc que l'accumulation de réserves adipeuses doit présenter certains coûts (Witter et Cuthill, 1993). Ces coûts pourraient se manifester par une augmentation des coûts de la locomotion, situation défavorable en période hivernale alors que les individus sont déjà en déficit énergétique. De plus, ces coûts peuvent être très importants: chez les ours polaires *Ursus maritimus*, l'augmentation des coûts de la locomotion est reflétée par une augmentation simultanée de la masse musculaire (1 kg de muscles / 1 kg de tissus adipeux), nécessaire pour transporter la masse adipeuse excessive (Atkinson et Ramsay, 1995). Les coûts associés à une grande masse corporelle peuvent également se manifester par une diminution de l'agilité lors du déplacement. Une perte d'agilité peut avoir un impact significatif, notamment pour les petits mammifères et les oiseaux, où le risque de prédation peut en être fortement affecté (Meier et Burns, 1976; Gosler *et al.*, 1995). Par exemple, chez les écureuils roux, une perte d'agilité nuit à leurs déplacements dans les arbres, qui sont pour eux des sites d'alimentation et de refuge (voir Wauters et Dhondt, 1995). Chez les mouflons, des coûts associés à une forte taille corporelle pourraient vraisemblablement être associés à une augmentation des coûts de la locomotion ou à une perte d'agilité lors des déplacements, pouvant influencer leur risque de prédation.

Pemberton *et al.* (1991) ont postulé l'hypothèse de la sélection compensatrice, analogue à la pléiotropie antagoniste, pour expliquer le maintien du polymorphisme, dans une population de cerfs élaphe. Ces auteurs ont trouvé que chez les biches, la sélection

compensatrice favorisait les génotypes associés à une faible survie au début de la vie. Les biches porteuses de ces génotypes seraient de "qualité" supérieure, mais les coûts associés à la survie pendant la période critique du début de la vie feraient en sorte que ce ne seraient que les meilleures qui, parmi les porteuses de ce génotype, survivraient assez longtemps pour exprimer leur potentiel de reproduction. Ainsi, chez cette espèce, les "bonnes" reproductrices seraient celles qui possèdent des caractéristiques qui, à un moment de leur vie, peuvent leur être très coûteux en terme de potentiel de survie ou de reproduction immédiate, mais suite à ces étapes de "sélection", celles qui survivent exprimeraient un potentiel de reproduction supérieur. Les résultats de la présente étude ont démontré que la masse corporelle au début de la vie, chez les brebis du mouflon d'Amérique, est associée à la longévité et au potentiel de reproduction. Il est plausible de suggérer qu'il devrait exister des coûts associés à une forte masse corporelle au début de la vie, car dans le cas contraire, toutes les brebis devraient être grosses et jouir d'une longue vie et d'un bon potentiel de reproduction. Pemberton *et al.* (1991) avaient suggéré qu'une plus petite masse corporelle pourrait avoir des conséquences négatives sur la survie des individus pendant leurs premières années de vie. En revanche, à l'âge adulte, ces biches auraient une meilleure survie parce que chez cette espèce, une petite taille corporelle leur permettrait de mieux palier à leurs besoins énergétiques en périodes difficiles. Chez les mouflons, les coûts potentiels associés à une forte masse corporelle pourraient être, à la lueur de ces résultats, de palier aux exigences physiologiques du maintien de cette masse corporelle, en particulier pendant des périodes de stress alimentaire, alors que ces coûts, associés au maintien, seraient couplés avec ceux de la reproduction, comme en temps normal. Les données disponibles pour la population de Ram Mountain ne permettent toutefois pas, à l'heure actuelle, de démontrer s'il existe des coûts associés à une importante masse corporelle chez les brebis de cette population.

3.5.4 Succès au sevrage chez les vieilles brebis

La densité de population était responsable d'une diminution du succès au sevrage (voir également Bérubé *et al.*, 1996) et les résultats de la présente étude démontrent qu'il existe également une relation négative entre le succès au sevrage pendant deux années consécutives. Cependant, les brebis sénescences démontraient la même capacité de sevrer un jeune lorsqu'elles mettaient bas que les moins âgées. En plus d'une différence en qualité individuelle départageant les vieilles brebis de celles vivant moins longtemps, il est possible que l'expérience maternelle influence le succès au sevrage. L'expérience d'une femelle est normalement codée selon son succès reproducteur antérieur, c'est-à-dire selon le nombre de jeunes qu'elle a élevés. L'expérience peut avoir des effets bénéfiques au niveau des interactions avec les rejetons. Chez le cerf de Virginie, les jeunes mères restent trop près de leurs nouveaux-nés, ce qui augmente le risque de prédation de leurs faons comparativement à ceux nés de mères plus âgées (Ozoga et Verme, 1986). Chez l'éléphant de mer septentrional, l'expérience augmente le succès reproducteur des mères multipares, car elles réussissent mieux à reconnaître et à défendre leurs jeunes (Reiter *et al.*, 1981). Les théories sur l'effort de reproduction prédisent également que ce dernier devrait augmenter à la fin de la vie, lorsque la probabilité de survie et la valeur résiduelle de reproduction diminuent en fonction de l'âge (Fisher, 1958; Williams, 1966). Une augmentation de l'effort de reproduction pendant la lactation pourrait expliquer en partie le maintien du succès au sevrage chez les vieilles brebis.

En plus d'avoir fourni des renseignements essentiels au sujet de la reproduction à la fin de la vie chez un mammifère à longue espérance de vie, cette étude a démontré l'importance d'obtenir des données sur des individus marqués pour des analyses statistiques. Des données individuelles nous ont permis de confirmer des différences au niveau des changements en masse corporelle, qui auraient été moins visibles si les données n'avaient pu être associées à des individus marqués. Les études qui ne peuvent attribuer de façon consistante des données de succès reproducteur à des individus marqués et qui ne détectent pas de signes de sénescence dans une population pourraient négliger l'existence

possible de différences individuelles. Finalement, parce que la proportion de vieux individus d'une population dans une année particulière est restreinte, il aurait été impossible, dans le contexte de la présente étude, de détecter toute évidence de sénescence si des données à long terme n'avaient pas été disponibles.

CHAPITRE 4

L'EFFORT DE REPRODUCTION EN FONCTION DE L'ÂGE

4.1 INTRODUCTION

Selon le principe d'allocation énergétique (Cody, 1966; Gittleman et Thompson, 1988), un organisme doit partager ses ressources entre la croissance, le maintien cellulaire et la reproduction. La quantité d'énergie accordée à la reproduction est souvent mesurée en tant que valeur absolue, mais elle peut également être caractérisée de façon relative. L'effort de reproduction est défini comme étant la proportion d'énergie qui est accordée à la reproduction, par rapport à l'énergie totale qui est à la disposition de l'organisme (Gadgil et Bossert, 1970; Schaffer, 1974; Tuomi *et al.*, 1983). L'importance d'étudier la reproduction sous une forme relative vient du fait qu'il peut exister des différences, entre individus d'une même population, au niveau de l'énergie totale dont chacun dispose. Ces différences individuelles peuvent être attribuables, notamment, à des différences de taille corporelle ou de masse corporelle, au rang social, à la capacité d'exploiter des sources de nourriture et à la qualité des territoires occupés (Clutton-Brock, 1984; Trillmich, 1990; Partridge et Sibley, 1991; Ens *et al.*, 1992). Les différences en réserves énergétiques totales peuvent créer des différences en potentiel de reproduction qui, à leur tour, peuvent influencer les coûts associés à la reproduction. Donc, l'effort de reproduction représente une facette essentielle des études de stratégies d'adaptation vitale, qui permet de caractériser plus précisément l'adaptation individuelle face à la reproduction lorsque varient les contraintes environnementales (ressources alimentaires, etc.) et intrinsèques (masse corporelle, probabilité de survie, etc.).

4.1.1 Approches utilisées pour mesurer l'effort de reproduction

Il existe plusieurs approches pour mesurer l'effort de reproduction. Par exemple, chez les reptiles et les poissons, certaines études ont rapporté la masse des oeufs sur la masse corporelle totale des mères, puis ces rapports ont été exprimés en valeurs calorimétriques (Clark, 1970; Tinkle et Hadley, 1975). Par contre, chez les mammifères et les oiseaux, les mesures énergétiques calorimétriques de l'effort de reproduction sont remplacées par des méthodes indirectes, la plus commune étant la manipulation de la couvée ou de la portée. Donc, chez les oiseaux, des oeufs sont ajoutés ou retirés de la couvée; ensuite l'effet de ces manipulations est analysé au niveau de la survie et de la fécondité ultérieure des parents et de leurs jeunes (Jacobsen et Erikstad, 1995; Moreno *et al.*, 1995). Parfois ce sont les sources de nourriture qui sont manipulées pour qu'ensuite, les conséquences sur le partage des ressources énergétiques entre la reproduction et le maintien physiologique puissent être mesurées (Garcia *et al.*, 1993). Chez les mammifères, la manipulation de la portée est difficile à effectuer en milieu naturel et elle ne se fait que chez les espèces où les jeunes demeurent au nid un certain temps après la naissance. Chez les spermophiles, la manipulation du nombre de jeunes dans la portée ne modifie pas le potentiel de reproduction des mères l'année suivante (Hare et Murie, 1992). Une étude chez les écureuils roux *Tamiasciurus hudsonicus* a démontré que la manipulation de la portée entraîne, chez la mère, un ajustement de l'effort de reproduction par un ajustement dans l'accumulation et la perte de masse pendant la lactation (Humphries et Boutin, 1996). Une mesure relative de l'effort de reproduction nécessite toutefois une comparaison du rapport de masses entre le jeune et la mère. Si la portée est multiple, la masse de la mère est comparée à la masse de tous les jeunes de la portée (Michener, 1989). Chez les espèces où les soins maternels sont évidents et importants, particulièrement pendant l'allaitement, des observations de comportement peuvent aussi servir à mesurer l'effort de reproduction maternel (Charlesworth, 1980; Green, 1990).

Il est donc important de mesurer la relation existant entre l'effort de reproduction et les coûts de reproduction (mesurés en terme de survie et de fécondité subséquentes), car c'est à travers les coûts de la reproduction qu'agit la sélection naturelle (Tuomi *et al.*, 1983;

Clutton-Brock, 1984; Stearns, 1992). Ainsi, l'exemple suivant illustre une circonstance où un effort de reproduction supérieur n'est pas associé à un meilleur succès reproducteur. Chez le macaque (Paul *et al.*, 1993), les femelles très âgées subissent une diminution de condition corporelle, mais elles parviennent tout de même à allaiter leurs jeunes plus longtemps pendant l'année. Même si l'effort de reproduction chez les vieilles femelles est supérieur, la survie de leurs jeunes n'a que tendance à être supérieure, sans différence significative avec celle des jeunes nés de mères moins âgées. De même, chez les moucherolles, l'augmentation de l'effort de reproduction chez les vieilles femelles ne semble pas se traduire par une augmentation proportionnelle du succès reproducteur (Pärt *et al.*, 1992). Il est donc utile de pouvoir relier l'effort de reproduction à la survie ou au succès reproducteur ultérieur, afin d'évaluer l'ampleur de son effet sur les composantes de la valeur sélective. Malheureusement, très peu d'études portant sur l'effort de reproduction le mesurent sous une forme relative tout en rapportant les conséquences sur la survie ou sur le succès reproducteur subséquent.

4.1.2 Variations dans l'effort de reproduction en fonction de l'âge

La plupart des modèles de stratégies d'adaptation vitale prédisent que chez les espèces itéropares, l'effort de reproduction augmente avec l'âge lorsque la valeur résiduelle de reproduction diminue (Fisher, 1958; Williams, 1966; Gadgil et Bossert, 1970; Pianka, 1975; Charlesworth et Leon, 1976; Pianka, 1976; Charlesworth, 1980). La valeur de reproduction est définie comme étant la contribution aux générations futures des individus d'une classe d'âge donnée; la valeur résiduelle de reproduction est ce qui reste en tant que potentiel de reproduction future lorsque les effets de la reproduction actuelle sont soustraits de la valeur actuelle de reproduction (Fisher, 1958). Les théories qui prédisent que l'effort de reproduction devrait augmenter avec l'âge sont fondées sur le principe que la reproduction est coûteuse. Ainsi, une augmentation de l'effort de reproduction, bien que potentiellement favorable pour la survie des progénitures, pourrait diminuer la probabilité de survie de la mère (en particulier sa survie hivernale, chez les espèces

septentrionales). Une femelle ayant atteint le stade de sa vie où il est improbable qu'elle puisse se reproduire à l'avenir devrait donc investir le reste de son énergie dans ses jeunes actuels afin de maximiser son succès reproducteur total (Clutton-Brock, 1988). Ces théories prédisent que les mères très âgées devraient accorder un effort de reproduction supérieur par rapport à celui des femelles plus jeunes (qui ont un potentiel de reproduction maximal), car les mères très âgées ont déjà une probabilité de survie qui est moindre et leur succès reproducteur ultérieur est incertain. Ces femelles pourraient se permettre d'investir grandement lorsqu'elles conçoivent un jeune, car le potentiel de pertes en succès reproducteur ultérieur, suite à leur décès, serait moindre que pour les femelles plus jeunes (qui perdraient beaucoup plus d'années potentielles de reproduction).

Chez l'éléphant de mer septentrional, l'effort de reproduction des femelles augmente avec l'âge (Sydeman *et al.*, 1991). L'effet net observé est une augmentation du succès reproducteur avec l'âge maternel, même si l'expérience maternelle, qui augmente également avec l'âge, cause une diminution du succès reproducteur lorsqu'elle est statistiquement isolée de toute autre variable. Ainsi, on attribue l'augmentation du succès reproducteur au fait que l'effort de reproduction augmente avec l'âge. Il importe toutefois de noter que l'étude de Sydeman *et al.* (1991) n'a pas utilisé de mesures directes de l'effort de reproduction. Si la masse corporelle des femelles augmente avec l'âge et si, comme chez d'autres espèces de phocidés, la masse des jeunes est en corrélation positive avec la masse maternelle (Bowen *et al.*, 1994), l'augmentation de la survie des jeunes ne serait pas une conséquence d'une augmentation d'effort de reproduction. Chez le cerf élaphe, l'effort de reproduction post-natal augmente avec l'âge de la mère, parce que les mères plus âgées allaitent plus longtemps leurs jeunes (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Clutton-Brock, 1984) et la survie et la condition corporelle de leurs jeunes sont supérieures, même si la condition corporelle des mères diminue avec l'âge. Chez le goéland de Californie *Larus californicus*, les parents très âgés fournissent également un effort de reproduction supérieur. Ils nourrissent leurs jeunes plus longtemps et plus souvent et ceci se traduit par un plus grand nombre de jeunes élevés jusqu'à l'envol

(Pugesek, 1981). Cependant, il importe de noter que parmi toutes les études citées ci-dessus, seule celle sur les biches du cerf élaphe (Clutton-Brock *et al.*, 1982) a mesuré l'effort de reproduction sous une forme relative, en utilisant des paramètres individuels d'énergie disponible pour la reproduction (à travers des mesures de condition corporelle).

D'autre part, quelques théories viennent à l'encontre du principe selon lequel l'effort de reproduction devrait augmenter avec l'âge. La première série est fondée sur la pléiotropie antagoniste, invoquée au chapitre 3 pour expliquer l'évolution de la sénescence. Selon certains auteurs, s'il est possible de postuler l'existence de gènes qui augmentent le succès reproducteur au début de la vie tout en le diminuant à la fin de la vie, il est également plausible de postuler une sélection de gènes qui ne sont pas pléiotropes et qui causent des patrons homogènes de soins parentaux tout au long de la vie (Hamilton, 1966). Dans une telle situation, il serait normal que l'intensité des soins parentaux ne varie pas avec l'âge. Une deuxième série de théories, fondée sur le principe de pressions sélectives différentielles en fonction de l'âge, prédit que l'effort de reproduction devrait diminuer avec l'âge (Fagen, 1972; Schaffer, 1974). L'un des arguments utilisés pour expliquer l'évolution de la sénescence reproductive était la pléiotropie antagoniste: l'effet positif de gènes affectant la reproduction des jeunes adultes (les plus nombreux d'une population) serait beaucoup plus prépondérant que leur effet négatif, qui n'affecterait que les vieux individus (moins nombreux); ces différences en pressions sélectives permettraient la propagation de gènes pléiotropes dans une population donnée. Certaines théories d'optimisation d'effort de reproduction proposent que la pléiotropie antagoniste pourrait affecter l'effort de reproduction, de sorte que les jeunes mères devraient avoir un effort de reproduction supérieur à celui des mères qui sont rendues à la fin de leur vie. Chez les femelles du bison d'Amérique (Green, 1990), l'effort de reproduction diminue avec l'âge et ceci est attribué aux effets de dominance et d'expérience qui augmentent avec l'âge. Cette étude n'a cependant comparé que des mères primipares et multipares. Il aurait été préférable de comparer les multipares en âge de reproduction optimale aux multipares ayant dépassé l'âge de reproduction optimale. Cette approche aurait évité d'incorporer des

variables additionnelles, telles que la croissance et l'inexpérience des primipares, qui peuvent confondre les résultats. Chez certains spermophiles (Michener, 1989), les femelles d'un an fournissent un effort de reproduction supérieur. Leur masse corporelle est de 20 % inférieure à celle des femelles plus âgées, pourtant elles parviennent à accumuler plus de masse corporelle pendant l'allaitement ainsi qu'à sevrer des jeunes qui ont une masse comparable à celle des jeunes nés de mères plus âgées. Chez le phoque du Groenland *Phoca groenlandica*, les jeunes mères perdent autant de masse corporelle pendant l'allaitement que les femelles âgées (Stewart, 1986). Étant donné que chez cette espèce les jeunes femelles sont plus légères que les femelles âgées, ce sont les jeunes femelles qui contribuent proportionnellement plus d'énergie à la reproduction. Ici encore, il aurait été préférable de séparer les classes d'âge tel que suggéré pour les bissonnes, afin d'éliminer les effets de croissance et d'inexpérience chez les primipares.

Il existe également des résultats contradictoires parmi les études d'effort de reproduction pour une même espèce. Il a été mentionné précédemment qu'une étude avait établi une augmentation de l'effort de reproduction en fonction de l'âge chez les femelles de l'éléphant de mer septentrional (Sydeman *et al.*, 1991). Une seconde étude vient la contredire: Reiter et Le Boeuf (1991) ont trouvé que le rapport entre la masse du jeune et la masse de la mère diminue en fonction de l'âge de la mère. Ainsi, en vieillissant, les femelles transfèrent une proportion décroissante de leur masse corporelle à leur jeune (Reiter et Le Boeuf, 1991). En somme, cet exemple illustre l'importance d'utiliser des mesures individuelles de potentiel énergétique pour évaluer l'effort de reproduction.

4.1.3 Densité de population

Il a déjà été établi que des changements en densité de population peuvent affecter les taux de reproduction et de survie des différentes classes d'âges. L'expression des coûts de reproduction peut également varier en fonction de la densité de population. Par exemple, l'effet de l'allaitement, qui peut diminuer la fertilité des femelles, est amplifié sous des

conditions de stress alimentaire (Sadleir, 1984), circonstance associée à de fortes densités de population. Dans la population de Ram Mountain, les coûts différentiels de reproduction selon le sexe du jeune sont amplifiés à forte densité (Bérubé *et al.*, 1996). L'effort de reproduction pourrait donc varier selon la densité de population. Si une augmentation de densité entraîne une diminution de la survie chez les jeunes, il est possible que l'effort de reproduction soit supérieur à forte densité qu'à faible densité. Il est également possible qu'il existe des différences en effort de reproduction en fonction de l'âge parmi les brebis à faible densité, mais que ces différences n'apparaissent plus à forte densité de population.

4.1.4 Objectifs et hypothèses

Ce chapitre traitera des données recueillies à Ram Mountain de 1975 à 1995. La plupart des théories prédisent une augmentation de l'effort de reproduction en fonction de l'âge chez les vieilles femelles, alors que quelques-unes prévoient l'inverse. Les objectifs de cette section du projet de recherche étaient de départager les différentes composantes de l'effort de reproduction et d'établir le patron de variation de l'effort de reproduction en fonction de l'âge, chez les brebis du mouflon d'Amérique.

4.1.4.1 Rapports de masses

Tel qu'établi, le rapport entre la masse corporelle de la mère et celle du jeune peut servir d'indice d'effort de reproduction (Clutton-Brock, 1984).

Hypothèse nulle: Le rapport "masse du jeune / masse de la mère" est indépendant de l'âge maternel.

Si les brebis très âgées subissent une diminution de masse corporelle et que la masse de leurs jeunes demeure constante, ce rapport de masse augmentera, reflétant une

augmentation de l'effort de reproduction. Ce rapport augmentera également si les vieilles femelles produisent des jeunes qui sont plus gros, alors que leur propre masse corporelle demeure constante. Les résultats du chapitre 3 ont démontré que les brebis du mouflon d'Amérique subissent une perte de masse corporelle à partir de 11 ans. Il est donc prévu que l'effort de reproduction augmentera en fonction de l'âge chez cette espèce. Le rapport de masses sera calculé à deux reprises pendant les étés où les mères auront allaité un jeune: au début juin et à la mi-septembre. Le rapport de masses en juin devrait refléter l'effort de reproduction au début de l'été (donc surtout l'effort prénatal) et celui de la mi-septembre devrait refléter l'effort d'allaitement.

4.1.4.2 Rapports de taux d'accumulation de masse corporelle

Il est établi que l'amplitude des variations en masse corporelle peut être utilisée comme indice de l'effort de reproduction maternel (Stewart, 1986; McCann *et al.*, 1989; Michener, 1989; Pärt *et al.*, 1992).

Hypothèse nulle: Les rapports de taux d'accumulation de masse corporelle (jeune / mère) sont indépendants de l'âge maternel.

Si les vieilles brebis fournissent un effort de reproduction supérieur, ces rapports devraient augmenter en fonction de l'âge des brebis, tel que décrit dans la section précédente.

4.1.4.3 Rapports des sexes en fonction de l'âge

Une étude antérieure sur les populations de Ram Mountain et de Sheep River a démontré que les agneaux y étaient plus coûteux à élever que les agnelles (Bérubé *et al.*, 1996). Ces coûts s'exprimaient par une diminution du succès reproducteur suite au sevrage d'un agneau. De plus, les brebis ayant sevré un agneau produisaient plus d'agnelles l'été suivant

comparativement à celles qui avaient sevré une agnelle, alors que les brebis ayant sevré une agnelle avaient autant de chances de produire un agneau qu'une agnelle l'été suivant.

Hypothèse nulle: Le rapport des sexes des progénitures est indépendant de l'âge maternel.

Une augmentation de l'effort de reproduction en fonction de l'âge chez les vieilles brebis pourrait se traduire par une augmentation de la production d'agneaux (comparativement à la production d'agnelles) en fonction de l'âge.

4.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

4.2.1 Masse corporelle

4.2.1.1 Rapports de masses

Les taux d'accumulation de masse pendant l'été, les masses en septembre ainsi que les masses en juin des brebis et des jeunes ont été calculés tel que décrit dans les sections 2.4.1 et 2.4.2.

L'effort de reproduction a été calculé comme suit (Tuomi *et al.*, 1983):

(équation 4.1) effort de reproduction = masse du jeune / masse de la mère .

Une augmentation de ce rapport se traduit par un accroissement de l'effort de reproduction, qui correspond soit à une augmentation de la masse du jeune (avec masse constante de la mère) ou à une diminution de la masse maternelle (avec masse constante du jeune). Inversement, une diminution du rapport correspond à une réduction de l'effort de reproduction (soit par une diminution de la masse du jeune ou par une augmentation de celle de la mère). Ces relations simplifiées ne servent qu'à expliquer la relation directement

proportionnelle existant entre le rapport de masses et l'effort de reproduction. Il se peut tout aussi bien que la masse de la mère et du jeune varient en même temps.

Dans la population de Ram Mountain, la mise bas a lieu normalement pendant les deux dernières semaines de mai (chapitre 5) et le sevrage, à la fin septembre. La variable utilisée pour tester l'effort de reproduction pendant la lactation fut le rapport de masses le 15 septembre (masse du jeune le 15 septembre / masse de la brebis le 15 septembre). La variable utilisée pour tester l'effort de reproduction prénatal fut le rapport de masses en juin (masse du jeune le 15 juin / masse de la brebis le 5 juin). Des rapports de taux de croissance estivaux (taux de croissance du jeune pendant l'été / taux d'accumulation de masse de la mère pendant l'été) ont également été utilisés pour tester l'effort de reproduction. Des ANCOVA ont été effectuées pour déceler des variations dans l'effort de reproduction en fonction de l'âge des brebis et en fonction du sexe de leur jeune. Les deux catégories d'âge utilisées pour les brebis furent de 6 à 10 ans puis 11 ans et plus. Ces catégories ont été définies en fonction des résultats trouvés au chapitre 3: le succès reproducteur est maximal à partir de l'âge de 6 ans et la masse corporelle des brebis diminue à partir de 11 ans. Les brebis âgées de 2 à 5 ans n'ont pas été incluses dans ces analyses, pour éliminer l'effet de la croissance corporelle. De plus, ce sont chez ces très jeunes brebis que les effets de l'augmentation de densité ont été plus marquants dans la population de Ram Mountain: leur masse corporelle a beaucoup diminué en fonction de la densité croissante et l'âge de première reproduction, normalement 2 ans, a été retardé jusqu'à 3 puis 4 ans (Festa-Bianchet *et al.*, 1995). Il était donc préférable d'éliminer l'effet de retardement de primiparité associé à la densité, puisque ce phénomène influence les variables de masse corporelle utilisées dans ce chapitre. Dans le contexte de cette étude sur l'effort de reproduction, les brebis d'âge "moyen" ont de 6 à 10 ans et les "vieilles" brebis, 11 ans et plus.

Des ANCOVA ont été utilisées pour tester les rapports de masses en septembre et en juin, ainsi que les rapports de taux d'accumulation de masse pendant l'été. L'ANCOVA vérifiant

les rapports de masses en septembre a été analysée en détail, en départageant les deux variables (masse du jeune et masse de la mère) utilisées pour le rapport. Cette approche permettait de déterminer quelle variable (sinon les deux) était responsable des changements observés au niveau des rapports. Ces analyses de variables isolées ont également été effectuées avec des ANCOVA. Les tailles d'échantillons sont inférieures pour les ANCOVA des rapports comparativement aux ANCOVA testant les masses isolées, car pour ces dernières, toutes les données disponibles ont été utilisées, c'est-à-dire que les échantillons n'ont pas été restreints aux cas où les données étaient disponibles à la fois pour la mère et son jeune. Les brebis échantillonnées pour ces comparaisons furent celles qui avaient un jeune de sexe connu, car il importait de ne pas inclure les brebis ayant perdu leur jeune à la naissance (ou qui étaient sèches) et qui n'auraient pas encouru les coûts de la lactation pendant l'été. Les échantillons pour les analyses de rapports sont donc des sous-échantillons de ceux qui furent utilisés pour les analyses des variables isolées ("masse du jeune" et "masse maternelle"). Ils devraient ainsi présenter la même distribution.

Les interactions d'ANCOVA ont été interprétées en fonction des tests post-hoc Tukey (voir section 2.5). Des régressions multiples ont été effectuées suite aux ANCOVA de rapports de masses et de taux d'accumulation de masse. Elles ont vérifié les relations linéaires entre les rapports et les variables indépendantes et, à moins d'indication contraire, ont été calculées en utilisant toutes les années (de 1975 à 1995).

4.2.1.2 Densité de population

4.2.1.2.1 Contrôle de la relation entre la forte densité de population et la présence de vieilles brebis dans la population

Un contrôle de la relation entre la forte densité de population et le nombre de vieilles brebis a été effectué pour les rapports de masses en septembre, car cette variable est celle

qui présente le plus de données parmi les rapports de masses. Les vieilles brebis (âgées de 11 ans et plus) pour lesquelles des données de rapports de masses en septembre sont disponibles apparaissent surtout à forte densité de population, c'est-à-dire à partir de 1989, à l'exception de 3 données: 1 brebis âgée de 11 ans apparaît en 1982 (avec un agneau), 1 brebis âgée de 12 ans apparaît en 1987 (avec un agneau) et cette même brebis revient l'année suivante (avec une agnelle). Ainsi, il a fallu tenir compte de la densité comme facteur prépondérant, afin de s'assurer que les différences observées en fonction de l'âge (c'est-à-dire entre les vieilles brebis et les brebis plus jeunes) ne soient pas dues à des différences de densité. Les ANCOVA ont donc également été effectuées en n'utilisant que les années à forte densité de population, c'est-à-dire de 1989 à 1995.

4.2.1.2.2 Contrôle des effets de la densité sur la masse des jeunes.

Des ANCOVA ont testé les effets de la densité sur la masse des jeunes en septembre et les résultats démontrent que ces effets ne se sont manifestés qu'à forte densité. Une ANCOVA n'a pas décelé d'effets de densité sur la masse des jeunes lorsque seules les années de faible densité (de 1975 à 1983) et de densité intermédiaire (de 1984 à 1988) étaient analysées (densité comme covariée: $F_{1,26} = 12,89$, $P = 0,42$; sexe du jeune: $F_{1,26} = 132,10$, $P = 0,014$). L'effet de densité n'apparaît que lorsque les années à forte densité sont analysées (densité comme covariée: $F_{1,87} = 18,27$, $P < 0,001$, $B = -0,158$; sexe du jeune: $F_{1,87} = 7,10$, $P = 0,009$). La masse des jeunes en septembre n'a donc diminué qu'à partir de 1989. Ces résultats justifient davantage la répétition des analyses en isolant les années à forte densité de population.

4.2.1.3 Sexe du jeune

Les agneaux sont plus coûteux à élever que les agnelles, car les brebis ayant sevré un agneau subissent une diminution de succès reproducteur l'année suivante (Bérubé *et al.*

1996). Il a donc été approprié de départager les brebis en fonction du sexe de leur jeune dans le contexte de cette étude sur l'effort de reproduction.

4.2.1.4 Contrôle de l'échantillonnage répété

L'échantillonnage répété (l'utilisation des mêmes individus à plusieurs reprises dans un échantillon) peut causer des problèmes de pseudo-réplication (Machlis *et al.*, 1985, mais voir aussi Leger et Didrichsons, 1994). Un contrôle de l'échantillonnage répété a donc été effectué pour les rapports de masse en septembre, n'utilisant que les brebis âgées de 11 ans et plus. Les rapports de masses en septembre sont ceux qui présentent le plus de données et l'échantillon de vieilles brebis est le plus petit parmi les échantillons des classes d'âge. C'est donc cet échantillon de données qui avait le potentiel de démontrer le plus d'échantillonnage répété. Onze brebis âgées de 11 ans et plus, avec des agneaux, ont été utilisées pour les analyses de rapports de masses en septembre: 1 brebis a été échantillonnée 2 fois, la première fois à l'âge de 13 ans et la deuxième, à l'âge de 15 ans. Neuf brebis avec des agnelles ont été utilisées pour les analyses de rapports de masses en septembre: 1 brebis a été échantillonnée 2 fois, la première fois à l'âge de 11 ans et la deuxième, à l'âge de 13 ans, et 1 brebis a été échantillonnée 4 fois entre les âges de 11 et 16 ans. Cet échantillonnage n'est donc pas empreint d'une sur-représentation de certaines brebis.

4.2.1.5 Analyses statistiques

Les ANCOVA et régressions multiples ont été calculées tel que décrit à la section 2.5. Des tests-*t* pour données indépendantes et pour données appariées ont vérifié les effets de l'âge maternel et de la longévité sur les rapports de masses.

4.2.2 Rapports des sexes des progénitures

Le sexe des jeunes ne pouvait pas être établi à la naissance (voir section 2.3.2). Les rapports des sexes traités dans le contexte de ce chapitre sont donc représentatifs de ceux qui existent à la moitié de l'été. Ils sont surtout représentatifs des jeunes qui ont été sevrés ($n = 271$, 89,7 %), incluant aussi quelques jeunes ($n = 31$, 10,3 %) qui sont morts tard pendant l'été. Le nombre de jeunes morts entre la moitié de l'été et le sevrage est réparti équitablement entre les classes d'âge et n'affecte pas une catégorie de brebis plus qu'une autre. Lorsqu'un contrôle de densité de population était nécessaire, il a été exécuté à travers l'échantillonnage de brebis nées, au plus tard, en 1983 (voir aussi section 3.3.1.1).

Des régressions logistiques, ainsi que des tests- t pour données indépendantes et pour données appariées, ont été utilisés pour comparer les rapports des sexes en fonction de la longévité et de l'âge maternels.

4.3 RÉSULTATS

4.3.1 Rapports de masses et de taux d'accumulation de masse

4.3.1.1 Rapports de masses le 15 septembre

La masse corporelle des jeunes en automne diminuait avec une densité croissante (mais l'effet est surtout marqué à forte densité) (agneaux: $F_{1,52} = 12,59$, $P = 0,0008$, $r^2 = 0,195$, équation: masse agneaux en septembre = $-0,108 \times \text{densité} + 36,560$; agnelles: $F_{1,63} = 11,02$, $P = 0,0015$, $r^2 = 0,149$, équation: masse agnelles en septembre = $-0,091 \times \text{densité} + 32,845$) (Figure 4.1 A et B). Une régression n'a pas décelé d'effets de la densité sur la masse corporelle des brebis ($F_{1,241} = 0,93$, $P = 0,34$). L'utilisation de la densité comme covariée sert donc de contrôle statistique pour retirer ses effets sur la masse corporelle des jeunes, afin que soit possible une interprétation plus directe des changements de l'effort de reproduction en fonction de l'âge maternel et du sexe du jeune.

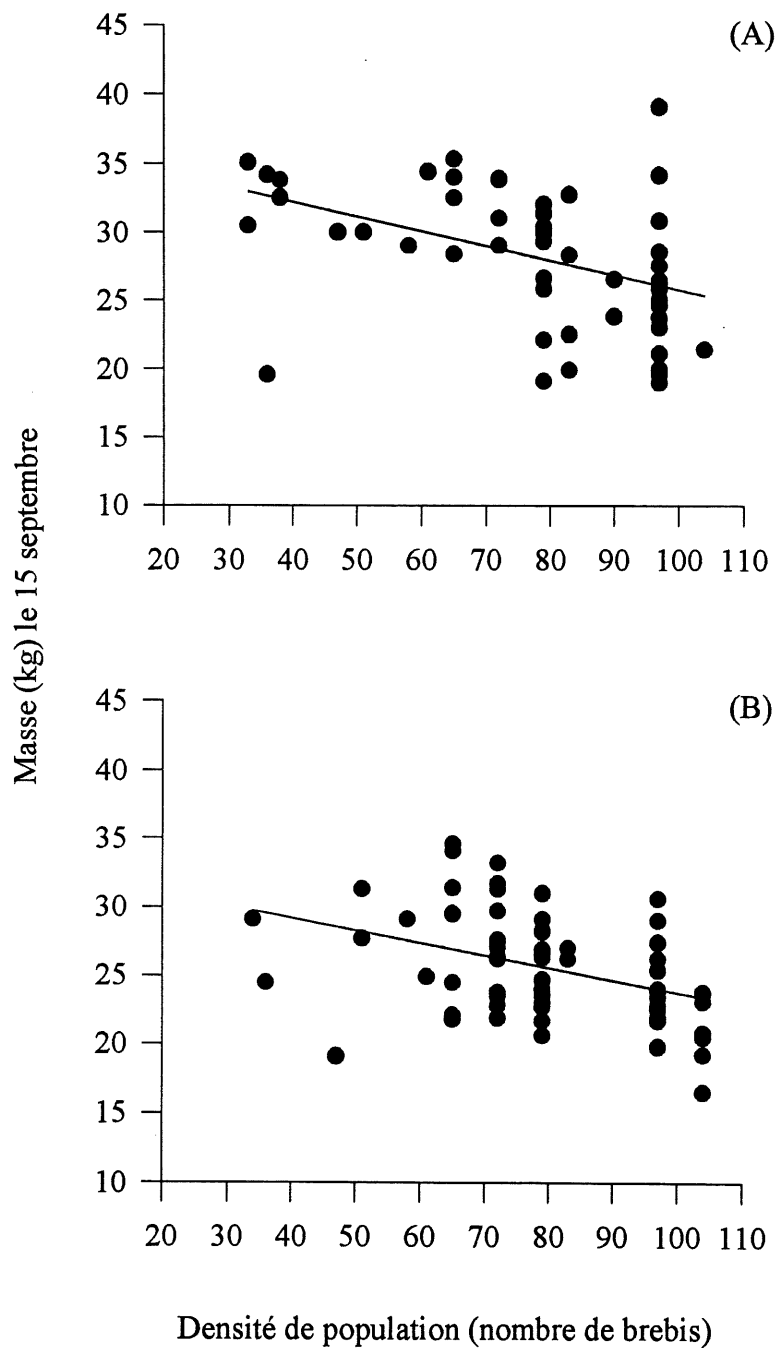


Figure 4.1 Masse corporelle ajustée au 15 septembre pour les agneaux (A) et agnelles (B) nés de brebis âgées d'au moins 6 ans, en fonction de la densité de population (nombre de brebis).

4.3.1.1.1 Résultats de l'ANCOVA des rapports de masses en septembre

4.3.1.1.1.1 Effet de la covariable dans l'ANCOVA des rapports de masses

La densité de population avait un effet significatif sur le rapport de masses (Tableau 4.1 A). La diminution du rapport en fonction d'une densité croissante était surtout attribuable à une réduction de la masse des jeunes en fonction de la densité (Figure 4.1).

4.3.1.1.1.2 Effet du facteur "sexe du jeune" dans l'ANCOVA des rapports de masses

Le sexe du jeune, à lui seul, n'influait pas le rapport de masses (Tableau 4.1 A) (brebis avec des agneaux: rapport moyen = $0,39 \pm 0,08$, $n = 47$; brebis avec des agnelles: rapport moyen = $0,36 \pm 0,06$, $n = 61$).

4.3.1.1.1.2.1 Isolement des variables "masse du jeune" et "masse maternelle" en fonction du facteur "sexe du jeune"

Pour l'échantillon de 1975 à 1995, il n'existait pas de différence au niveau de la masse corporelle, entre les brebis avec des agneaux (moyenne = $72,1 \pm 5,4$ kg, $n = 100$) et celles avec des agnelles (moyenne = $71,5 \pm 5,4$ kg, $n = 147$) (sexe du jeune: $F_{1,244} = 0,59$, $P = 0,44$; densité: $F_{1,244} = 1,85$, $P = 0,17$) (voir aussi Bérubé *et al.*, 1996). Il existait toutefois une différence au niveau de la masse corporelle entre les agneaux et les agnelles (sexe du jeune: $F_{1,116} = 9,86$, $P = 0,002$; densité: $F_{1,116} = 24,45$, $P < 0,001$): les agneaux (masse moyenne = $28,3 \pm 5,0$ kg, $n = 54$) étaient plus lourds que les agnelles (masse moyenne = $25,6 \pm 3,9$ kg, $n = 65$). Sur l'ensemble des années, les rapports de masses n'ont donc pas pu déceler les différences existant au niveau des masses des jeunes lorsque la masse maternelle était constante quel que soit le sexe du jeune. Ces analyses n'ont pas été reprises pour les années à forte densité étant donné la grande valeur du P associé au facteur âge dans l'ANCOVA à forte densité (Tableau 4.1 A).

Tableau 4.1. Résultats des ANCOVA calculées sur l'ensemble des années (1975 - 1995) et sur les années à forte densité de population (1989 - 1995) pour les rapports de masses en septembre, les masses des jeunes en septembre et les masses des brebis en septembre. Ces analyses ont été effectuées en fonction de l'âge des brebis, du sexe de leur jeune et de la densité de population (intégrée comme covariée).

Facteurs	1975 - 1995			Repère dans Figure 4.3	1989 - 1995			Repère dans Figure 4.3
	<i>F</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>		<i>F</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>	
A -Rapports masses (jeune/mère) le 15 septembre								
sexe jeune	2,81	1,103	0,097	4.3 A	2,04	1,80	0,16	4.3 B
âge brebis	4,50	1,103	0,031*		5,26	1,80	0,024*	
interaction	3,28	1,103	0,073(*)		4,83	1,80	0,031*	
densité	20,10	1,103	0,001*		15,77	1,80	0,001*	
B - Masses des jeunes le 15 septembre								
sexe jeune	2,77	1,114	0,099	4.3 C	1,39	1,85	0,24	4.3 D
âge brebis	1,88	1,114	0,17		3,61	1,85	0,061(*)	
interaction	3,11	1,114	0,081(*)		2,87	1,85	0,017*	
densité	21,80	1,114	0,001*		16,93	1,85	0,000*	
C - Masses des brebis le 15 septembre								
sexe jeune	1,21	1,241	0,27	4.3 E	0,29	1,166	0,59	4.3 F
âge brebis	6,53	1,241	0,01*		2,75	1,166	0,10	
interaction	0,60	1,241	0,44		0,12	1,166	0,73	
densité	2,91	1,241	0,089(*)		0,03	1,166	0,85	

4.3.1.1.1.3 Effet du facteur "âge des brebis" dans l'ANCOVA des rapports de masses

La catégorie d'âge des brebis influençait le rapport de masses sur l'ensemble des années et sur les années à forte densité (Tableau 4.1 A). Sur l'ensemble des années, les rapports étaient inférieurs pour les vieilles brebis (rapport moyen = $0,35 \pm 0,07$, $n = 25$) comparativement aux brebis âgées de 6 à 10 ans (rapport moyen = $0,38 \pm 0,07$ kg, $n = 83$) ($F_{1,103} = 4,50$, $P = 0,036$). Puisque le rapport de masses diminue en fonction de l'âge, ceci reflète une diminution de l'effort de reproduction en fonction de l'âge.

4.3.1.1.1.3.1 Isolement des variables "masse du jeune" et "masse maternelle" en fonction du facteur "âge des brebis"

Afin de déterminer sur quelle variable du rapport (la masse corporelle maternelle et/ou la masse des jeunes) l'âge exerçait cette influence et afin d'établir le sens d'action de ce facteur, des ANCOVA ont testé l'effet des catégories d'âge sur les deux composantes séparées du rapport, pour l'ensemble des années, utilisant toujours la densité de population comme covariée. Les résultats ont révélé que la masse corporelle était inférieure chez les brebis de 6 à 10 ans (masse moyenne = $71,4 \pm 5,1$ kg, $n = 197$) comparativement à celle des brebis plus âgées (masse moyenne = $73,3 \pm 6,3$ kg, $n = 49$) (âge: $F_{1,243} = 5,83$, $P = 0,016$; densité: $F_{1,243} = 2,81$, $P = 0,095$). Il n'existait toutefois pas de différence en masse corporelle chez les jeunes (sans tenir compte de leur sexe) en comparant ceux provenant de brebis âgées de 6 à 10 ans (masse moyenne = $27,2 \pm 4,5$ kg, $n = 93$) à ceux nés de vieilles brebis (masse moyenne = $25,4 \pm 4,9$ kg, $n = 26$) (âge: $F_{1,116} = 1,23$, $P = 0,27$; densité: $F_{1,116} = 22,31$, $P < 0,001$). Lorsque les brebis sont regroupées en 2 catégories d'âge, leur masse corporelle augmente donc en fonction de l'âge. Quant à la masse des jeunes (les deux sexes confondus), elle était toutefois indépendante de l'âge maternel, ce qui résulte en une réduction du rapport de masses en fonction de l'âge. Par conséquent, l'effort de reproduction diminue en fonction de l'âge.

4.3.1.1.1.4 Interaction entre les facteurs "âge des brebis" et "sexe du jeune" dans l'ANCOVA des rapports de masses

L'interaction entre le sexe du jeune et l'âge des brebis n'était pas significative pour l'ensemble des années (Tableau 4.1 A). La faible valeur du P a toutefois suscité une analyse détaillée de cette interaction, initiative appuyée par l'interaction significative pour l'échantillon d'années à forte densité (Tableau 4.1 A).

4.3.1.1.1.4.1 Isolement des rapports pour l'interprétation de l'interaction

Des comparaisons multiples de Tukey ont été utilisées pour vérifier les différences entre chaque moyenne de rapports de masses des interactions du Tableau 4.1 A. Une moyenne en particulier s'est distinguée des 3 autres, à la fois sur l'ensemble des années et pour les années à forte densité: le rapport de masses, chez les brebis âgées de 6 à 10 ans et qui avaient des agneaux, était supérieur aux trois autres moyennes d'effort de reproduction (brebis âgées de 6 à 10 ans avec des agnelles, vieilles brebis avec agneaux et vieilles brebis avec agnelles) (Tableau 4.2, Figures 4.2 et 4.3 A et B). Les brebis âgées de 6 à 10 ans accordaient donc un effort de reproduction supérieur aux agneaux qu'aux agnelles et l'effort de reproduction qu'elles accordaient aux agneaux était supérieur à celui qu'accordaient les vieilles brebis à leurs jeunes. Sur l'ensemble des années, l'interaction entre les rapports de masses était presque significative (Tableau 4.1 A). Ce résultat dénotait une forte tendance vers une différence dans l'amplitude des variations d'effort de reproduction, en fonction du sexe du jeune. Ainsi, l'effort de reproduction diminue fortement en fonction de l'âge maternel, pour les brebis avec des agneaux, tandis que pour les agnelles, il est sensiblement le même, indépendamment de l'âge maternel (Figures 4.2 et 4.3 A). L'interaction significative des rapports de masses à forte densité dénotait les mêmes amplitudes de variations que sur l'ensemble des années (Figure 4.3 B).

Tableau 4.2. Résultats des comparaisons multiples Tukey pour les rapports de masses en septembre et les masses des jeunes en septembre, sur l'ensemble des années et pour les années à forte densité (1989-1995). Les moyennes diffèrent lorsque la statistique q est supérieure à la valeur théorique de $q_{0,05}$, pour les degrés de liberté indiqués. L'intervalle de valeurs pour $q_{0,05}$ à 120 et 60 degrés de liberté (pour $k = 6$ comparaisons) est de 4,096 - 4,163.

comparaisons de moyennes (par ordre de rangs décroissants)	Repère dans Figure 4.3	q	dl	P
A - Rapports de masses (jeune/mère) le 15 septembre				
1975 - 1995	4.3 A			
0,41 vs 0,36		5,81	103,4	*
0,41 vs 0,35		4,62	103,4	*
0,41 vs 0,34		5,55	103,4	*
0,36 vs 0,35		0,80	103,4	NS
0,36 vs 0,34		1,65	103,4	NS
0,35 vs 0,34		0,65	103,4	NS
1989 - 1995	4.3 B			
0,40 vs 0,35		5,05	80,4	*
0,40 vs 0,34		4,44	80,4	*
0,40 vs 0,33		4,86	80,4	*
0,35 vs 0,34		0,78	80,4	NS
0,35 vs 0,33		1,45	80,4	NS
0,34 vs 0,33		0,60	80,4	NS
B - Masses des jeunes le 15 septembre				
1975 - 1995	4.3 C			
29,1 vs 25,7		5,67	114,4	*
29,1 vs 25,4		3,93	114,4	NS
29,1 vs 25,4		4,28	114,4	*
25,7 vs 25,4		0,33	114,4	NS
25,7 vs 25,4		0,43	114,4	NS
25,4 vs 25,4		0,06	114,4	NS
1989 - 1995	4.3 D			
28,2 vs 25,2		4,73	85,4	*
28,2 vs 25,1		3,50	85,4	NS
28,2 vs 23,6		4,76	85,4	*
25,2 vs 25,1		0,13	85,4	NS
25,2 vs 23,6		1,66	85,4	NS
25,1 vs 23,6		1,27	85,4	NS

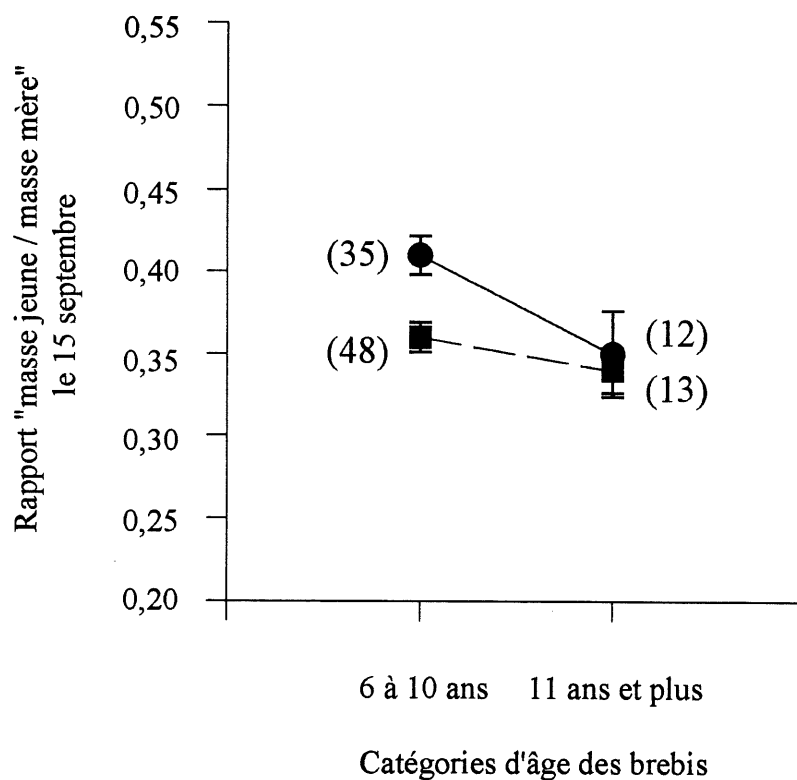


Figure 4.2 Interaction entre l'âge maternel et le sexe du jeune pour les rapports de masses le 15 septembre (masse du jeune /masse de la mère). Les agneaux sont représentés par des cercles et les agnelles, par des carrés. Les tailles d'échantillons apparaissent entre parenthèses; les moyennes ont été calculées pour les années 1975-1995 et sont accompagnées de ± 1 erreur-type.

Figure 4.3 Schémas des interactions d'ANCOVA du Tableau 4.1, pour les rapports de masses en septembre (A et B), les masses des jeunes en septembre (C et D) et les masses des brebis en septembre (E et F), en fonction de l'âge des brebis et du sexe de leur jeune. Les années 1989 à 1995 représentent les années à forte densité; les catégories 6-10 et 11+ dénotent les catégories d'âge des brebis. Les symboles d'inégalités dénotent les relations entre les moyennes telles que décrites par les comparaisons multiples de Tukey (Tableau 4.2). Les comparaisons multiples ont été effectuées pour départager les moyennes lorsque les interactions des ANCOVA du Tableau 4.1 étaient significatives.

Rapports de masses (jeune / mère) le 15 septembre

A

1975 - 1995

	agneaux		agnelles
6-10	$0,41 \pm 0,07$ (35)	>	$0,36 \pm 0,06$ (48)
	V		
11+	$0,35 \pm 0,09$ (12)	=	$0,34 \pm 0,05$ (13)

(P interaction = 0,073)

B

1989 - 1995

	agneaux		agnelles
6-10	$0,40 \pm 0,06$ (26)	>	$0,35 \pm 0,05$ (37)
	V		
11+	$0,33 \pm 0,08$ (10)	=	$0,34 \pm 0,06$ (12)

(P interaction = 0,031)

Masses (kg) des jeunes le 15 septembre

C

1975 - 1995

	agneaux		agnelles
6-10	$29,1 \pm 4,5$ (42)	>	$25,7 \pm 3,9$ (51)
	V(*)		
11+	$25,4 \pm 5,9$ (12)	=	$25,4 \pm 4,1$ (14)

(P interaction = 0,081)

D

1989 - 1995

	agneaux		agnelles
6-10	$28,2 \pm 4,5$ (29)	>	$25,2 \pm 3,4$ (39)
	V		
11+	$23,6 \pm 4,6$ (10)	=	$25,1 \pm 4,2$ (12)

(P interaction = 0,017)

Masses (kg) des brebis le 15 septembre

E

1975 - 1995

	agneaux		agnelles
6-10	$71,6 \pm 5,0$ (82)		$71,3 \pm 5,2$ (115)
11	$74,3 \pm 6,5$ (18)		$72,7 \pm 6,2$ (31)

(P interaction = 0,44)

F

1989 - 1995

	agneaux		agnelles
6-10	$71,3 \pm 4,6$ (51)		$70,4 \pm 5,2$ (78)
11	$72,6 \pm 4,6$ (14)		$72,4 \pm 6,5$ (26)

(P interaction = 0,73)

4.3.1.1.1.4.2 Isolement des variables "masse du jeune" et "masse maternelle" pour l'interprétation de l'interaction entre les rapports de masses

Des ANCOVA ont évalué la masse des jeunes et des brebis en fonction de l'âge des brebis et du sexe du jeune. Ces analyses ont été effectuées afin de déterminer laquelle des deux variables était affectée par l'interaction entre l'âge des brebis et le sexe du jeune, dans les analyses de rapports de masses.

Des comparaisons multiples de Tukey ont été effectuées entre les moyennes des masses des jeunes (Tableau 4.2), car l'interaction entre l'âge maternel et le sexe du jeune était significative à forte densité et le P associé à l'interaction sur l'ensemble des années était faible (Tableau 4.1 B). Sur l'ensemble des années, la différence entre la masse moyenne au sevrage des agneaux nés de brebis âgées de 6 à 10 ans et celle d'agneaux nés de vieilles brebis était presque significative (significative à $k = 5$ comparaisons). Ce résultat empêchait toutefois de départager concrètement la masse des agneaux nés de jeunes brebis de toutes les autres moyennes (Tableau 4.2, Figure 4.3 C). Les mêmes patrons existaient à forte densité, mais dans ce contexte, le test Tukey n'a pu départager concrètement la masse des agneaux nés de jeunes brebis de la masse des agnelles nées de vieilles brebis (Tableau 4.2, Figure 4.3 D).

Sur l'ensemble des années, indépendamment du sexe du jeune, les brebis âgées de 6 à 10 ans étaient plus légères en septembre (masse moyenne = $71,4 \pm 5,1$ kg, $n = 198$) que les vieilles brebis (masse moyenne = $73,3 \pm 6,3$ kg, $n = 49$) (Tableau 4.1 C). À forte densité de population, cette différence entre les brebis âgées de 6 à 10 ans (masse moyenne = $70,7 \pm 4,9$ kg, $n = 130$) et les vieilles brebis (masse moyenne = $72,5 \pm 5,8$ kg, $n = 40$) n'était plus significative (Tableau 4.1 C).

4.3.1.1.1.4.2.1 Interprétation

L'écart en effort de reproduction entre les brebis âgées de 6 à 10 ans et les vieilles brebis était semblable entre les années à forte densité et sur l'ensemble des années. Ainsi, lorsque toutes les années étaient analysées, l'effort de reproduction supérieur accordé aux agneaux par les brebis âgées de 6 à 10 ans s'explique par le fait qu'elles sevreraient des agneaux qui avaient tendance à être plus lourds (Figures 4.3 C), alors qu'elles-mêmes étaient plus légères que les vieilles brebis (section Tableau 4.1 C). À forte densité, la différence en masse corporelle entre jeunes et vieilles brebis n'était plus apparente, mais les jeunes brebis sevreraient toujours des agneaux qui étaient plus lourds. Les brebis âgées de 6 à 10 ans investissent donc proportionnellement plus d'énergie dans les agneaux que les vieilles brebis, quelle que soit la densité de population.

Par ailleurs, l'effort de reproduction des jeunes brebis avec des agnelles était inférieur à celui qu'elles consacraient aux agneaux, mais il demeurait tout de même égal à l'effort de reproduction que consacraient les vieilles brebis à leurs jeunes (Figure 4.3 A et B).

4.3.1.1.2 Régressions multiples

Une régression multiple a examiné les effets de la masse corporelle et de l'âge maternels (ainsi que la densité de population) sur la masse des jeunes. Les résultats ont révélé que la masse des agneaux a tendance à être en relation négative avec l'âge maternel (Tableau 4.3). Cette relation n'existait pas pour les agnelles (Tableau 4.3). Les agneaux nés de vieilles brebis étaient donc plus légers en septembre que ceux nés de brebis âgées de 6 à 10 ans, indépendamment de la masse maternelle.

Pour les agnelles, l'effort de reproduction (rapport de masses) était indépendant de l'âge maternel (ANCOVA ci-dessus et Tableau 4.4). Cette relation ne changeait pas lorsque seules les années à forte densité de population étaient analysées (ANCOVA ci-dessus et Tableau 4.4). La diminution du rapport de masses en fonction de la densité de population reflète la réduction de la masse des agnelles en fonction d'une densité croissante.

Tableau 4.3 Régressions multiples vérifiant les effets de l'âge maternel, de la masse maternelle en septembre et de la densité de population sur la masse des jeunes au sevrage, de 1975 à 1995. Ces analyses n'incluent que les brebis âgées d'au moins 6 ans.

Variable	Facteurs	pente (<i>B</i>)	<i>F</i>	<i>t</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>	<i>r</i> ²
masse des agneaux le 15 septembre	Régression		4,30		3,43	0,0097*	0,231
	âge maternel	-0,578		-1,95		0,057(*)	
	masse maternelle le 15 septembre			0,97		0,34	
	densité	0,092		-2,52		0,015*	
masse des agnelles le 15 septembre	Régression		7,06		3,57	0,0004*	0,271
	âge maternel			-0,35		0,73	
	masse maternelle le 15 septembre			1,49		0,14	
	densité	-0,112		-3,99		0,0002*	

Tableau 4.4 Régressions multiples vérifiant les effets de l'âge maternel et de la densité de population sur l'effort de reproduction, pour l'ensemble des années (de 1975 à 1995) et pour les années à forte densité (de 1989 à 1995). Ces analyses n'incluent que les brebis âgées d'au moins 6 ans.

Variable	Facteurs	pente (B)	F	t	dl	P	r ²
A -1975-1995							
rapport de masses le 15 septembre (agnelles)	Régression		8,43		2,58	0,0006*	0,225
	âge maternel			-1,35		0,18	
	densité	-0,00142		-3,47		0,001*	
rapport de masses le 15 septembre (agneaux)	Régression		7,34		2,44	0,0018*	0,250
	âge maternel	-0,00946		-2,23		0,031*	
	densité	-0,00135		-2,53		0,0015*	
B 1989-1995							
rapport de masses le 15 septembre (agnelles)	Régression		8,83		2,46	0,0006*	0,277
	âge maternel			-0,90		0,37	
	densité	-0,00222		-3,94		0,0003*	
rapport de masses le 15 septembre (agneaux)	Régression		6,82		2,33	0,0033*	0,292
	âge maternel	-0,0128		-2,80		0,0085*	
	densité			-1,39		0,17	

Pour les agneaux, le rapport de masses diminuait avec l'âge maternel (ANCOVA ci-dessus et Tableau 4.4). La relation négative entre le rapport de masses et l'âge, pour les brebis avec des agneaux, demeurait significative lorsque seules les années à forte densité de population étaient analysées (ANCOVA ci-dessus et Tableau 4.4). La diminution du rapport de masses en fonction de la densité de population (régression avec toutes les années) est une conséquence de la réduction de la masse des agneaux en fonction d'une densité croissante. Puisque la masse des agneaux est reliée de façon négative avec l'âge des brebis, indépendamment de la masse maternelle, les plus vieilles brebis, qui sont plus lourdes que les brebis âgées de 6 à 10 ans, produisent de plus petits agneaux. Ces résultats confirment que l'effort de reproduction diminue en fonction de l'âge pour les brebis qui donnent naissance à des agneaux.

4.3.1.1.3 Effort de reproduction en fonction de la longévité

La longévité n'a pu être incorporée comme facteur catégorique dans une ANCOVA, car l'interaction "âge*longévité" ne contient pas de données pour l'interaction "jeunes brebis*longévité 11 ans et plus". Un modèle d'ANCOVA a donc été construit sur mesure, utilisant les facteurs "âge maternel", "sexe du jeune", ainsi que la variable "longévité" catégorisée comme "vie courte" (brebis ayant vécu de 6 à 10 ans) et "vie longue" (brebis ayant vécu 11 ans et plus). Ce modèle n'a spécifié que les interactions "âge*sexe" et "sexe*longévité". Les résultats n'ont pas révélé d'effet de la longévité sur le rapport de masses en septembre (tous les $P > 0,05$).

Un test- t n'a pas révélé de différences dans l'effort de reproduction (rapports de masses en septembre) entre les âges de 6 et 10 ans pour les brebis d'une longévité de 6 à 10 ans (rapport moyen = $0,39 \pm 0,07$, $n = 54$) et celles ayant vécu au moins 11 ans (rapport moyen = $0,37 \pm 0,06$, $n = 29$) ($t_{81} = -0,90$, $P = 0,37$). L'effort de reproduction supérieur entre les âges de 6 et 10 ans (comparativement à celui après l'âge de 11 ans), démontré par les ANCOVA sur les rapports de masses, n'est donc pas dû à un effort accru de la part

d'une catégorie de brebis en particulier. Indépendamment de leur potentiel de longévité, toutes les brebis font le même effort de reproduction entre les âges de 6 et 10 ans. Par après, celles qui sont en meilleure condition survivent plus longtemps (chapitre 3), tout en démontrant une diminution d'effort de reproduction à la fin de leur vie.

4.3.1.2 Rapports de masses en juin et rapports de taux de croissance

4.3.1.2.1 Rapports de masses en juin

Contrairement à la masse en septembre, la masse en juin des jeunes était indépendante de la densité de population, autant pour les agneaux (régression multiple: $F_{1,37} = 0,47$, $P = 0,50$) que pour les agnelles (régression multiple: $F_{1,49} = 0,51$, $P = 0,48$). La masse des brebis en juin n'était pas affectée par la densité de population, qu'elles aient donné naissance à des agneaux (régression: $F_{1,90} = 0,15$, $P = 0,70$) ou à des agnelles (régression: $F_{1,120} = 0,39$, $P = 0,70$). La densité de population n'a donc pas été retenue comme covariée dans l'ANOVA. Une ANOVA utilisant toutes les années de 1975 à 1995 n'a pas décelé d'effets de l'âge maternel ni du sexe du jeune sur le rapport de masses en juin et il n'y avait pas d'interaction entre ces deux facteurs (âge maternel: $F_{1,79} = 0,50$, $P = 0,48$; sexe du jeune: $F_{1,79} = 0,27$, $P = 0,60$; interaction: $F_{1,79} = 0,036$, $P = 0,85$). Cette même analyse, effectuée en utilisant seulement les années à forte densité de population (de 1989 à 1995), n'a démontré aucun changement (tous les $P > 0,05$). Des régressions multiples incorporant les effets de l'âge maternel et de la densité de population sur le rapport de masses en juin n'ont pas démontré de relation (tous les $P > 0,05$). L'effort de reproduction mesuré peu après la naissance (reflétant surtout l'effort prénatal) est donc indépendant de l'âge maternel et du sexe du jeune.

4.3.1.2.2 Rapports de taux de croissance

Le taux de croissance diminuait en fonction de la densité de population, autant pour les agneaux (régression: $F_{1,48} = 15,46$, $P = 0,0003$, $r^2 = 0,244$) que pour les agnelles (régression: $F_{1,53} = 4,45$, $P = 0,040$, $r^2 = 0,077$). Le taux d'accumulation de masse des brebis avec des agneaux n'était pas affecté par la densité de population (régression: $F_{1,101} = 0,023$, $P = 0,88$), alors que celui des brebis avec des agnelles diminuait en fonction de la densité de population (régression: $F_{1,144} = 7,13$, $P = 0,0085$, $r^2 = 0,0472$). La densité a donc été utilisée comme covariée dans une ANCOVA. Cette ANCOVA n'a révélé aucun effet de l'âge ni d'effet du sexe du jeune sur le rapport de taux de croissance pendant l'été et il n'y avait pas d'interaction entre ces deux facteurs (densité de population: $F_{1,92} = 0,46$, $P = 0,50$; âge maternel: $F_{1,92} = 0,11$, $P = 0,74$; sexe du jeune: $F_{1,92} = 0,59$, $P = 0,45$; interaction: $F_{1,92} = 0,009$, $P = 0,93$). Cette même analyse, répétée pour les années à forte densité de population n'a décelé aucun changement (tous les $P > 0,05$).

Des régressions multiples ont toutefois démontré un effet de l'âge maternel chez les agneaux qui ne peut être négligé. À forte densité de population, le taux de croissance des agneaux diminuait non seulement en fonction de la densité de population, mais également en fonction de l'âge maternel (régression: $F_{2,33} = 7,96$, $P = 0,0015$, $r^2 = 0,325$; âge maternel: $t_{2,33} = -2,58$, $P = 0,015$; densité de population: $t_{2,33} = -2,60$, $P = 0,014$; équation: taux de croissance agneaux = $-0,0068 \times \text{âge maternel} - 0,0018 \times \text{densité} + 0,413$). À forte densité, la relation entre le taux de croissance et la densité ne changeait pas pour les agnelles, même lorsque l'âge maternel était incorporé dans la régression (régression: $F_{2,38} = 4,14$, $P = 0,024$, $r^2 = 0,179$; âge maternel: $t_{2,38} = 0,17$, $P = 0,86$; densité de population: $t_{2,38} = -2,87$, $P = 0,0066$; équation: taux de croissance agnelles = $-0,0016 \times \text{densité} + 0,314$).

À forte densité de population, l'incorporation de l'âge dans une régression avec la densité n'a pas changé la relation entre la densité et le taux d'accumulation de masse des brebis ($P > 0,05$). Encore à forte densité de population, pour les brebis avec des agneaux, le taux d'accumulation de masse était toujours indépendant de la densité de population, en plus

d'être indépendant de l'âge (régression: $F_{2,63} = 3,40$, $P = 0,0039$, $r^2 = 0,0975$; âge: $t_{2,63} = -1,72$, $P = 0,91$; densité de population: $t_{2,63} = -1,59$, $P = 0,12$). Chez les brebis avec des agnelles, le taux d'accumulation de masse diminuait toujours en fonction de la densité de population, sans effet de l'âge (régression: $F_{2,100} = 12,05$, $P < 0,0001$, $r^2 = 0,194$; âge: $t_{2,100} = 0,57$, $P = 0,52$; densité de population: $t_{2,100} = -4,91$, $P < 0,0001$).

4.3.1.3 Comparaisons de rapports de masses entre 6 et 10 ans avec ceux de 11 ans et plus, pour les brebis à longévité importante

Des analyses de données individuelles ont été effectuées afin de déterminer s'il existait ou non des variations d'effort de reproduction au cours de la vie des brebis. Cette approche consistait à comparer l'effort de reproduction moyen entre les âges de 6 à 10 ans à l'effort de reproduction moyen à partir de 11 ans.

Un test-*t* apparié a démontré que les brebis qui vivaient au moins 11 ans connaissaient une diminution de l'effort de reproduction au cours de leur vie, puisque la moyenne du rapport de masses pour les âges de 11 ans et plus ($0,34 \pm 0,04$) était inférieure à celle calculée pour les âges de 6 à 10 ans ($0,42 \pm 0,037$) (Tableau 4.5). Aucune différence entre les âges de 6 et 10 ans et la fin de la vie n'a pu être décelée pour les autres variables, c'est-à-dire pour les rapports de masses en juin et les rapports de taux de croissance (Tableau 4.5).

Étant donné les petites tailles d'échantillons, il n'a pas été possible de démontrer une relation entre les moyennes de rapports de masse au début de la vie et à la fin de la vie en fonction du sexe des jeunes. Il n'existait donc pas de relation entre l'effort de reproduction accordé aux agneaux au milieu de la vie (entre 6 et 10 ans) et l'effort de reproduction pour les agneaux à la fin de la vie (11 ans et plus), ni pour l'effort de reproduction accordé aux agnelles au milieu de la vie et à la fin de la vie (Tableau 4.6).

Tableau 4.5 Comparaisons de l'effort de reproduction entre les âges de 6 à 10 ans et 11 ans et plus, pour les brebis ayant vécu au moins 11 ans et mortes de causes naturelles. Les moyennes sont accompagnées de ± 1 écart-type et les analyses ont été effectuées sur l'ensemble des années (1975-1995).

Rapports	différence moyenne	<i>t</i> apparié	<i>dl</i>	<i>P</i>
masses en septembre	-0,075 \pm 0,045	-4,48	6	0,004*
masses en juin	-0,012 \pm 0,059	-0,56	7	0,60
taux de croissance	-0,005 \pm 0,035	-0,32	5	0,76

Tableau 4.6 Comparaisons de l'effort de reproduction moyen (± 1 écart-type) que les brebis accordent aux agneaux et aux agnelles entre les âges de 6 à 10 ans et 11 ans et plus. Les analyses ont été faites sur l'ensemble des années (1975-1995).

Rapports	âges	rapports moyens	<i>t apparié</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>
A - Agneaux					
masses en septembre	6-10	0,42 ± 0,04	-1,49	4	0,21
	11+	0,37 ± 0,10			
masses en juin	6-10	0,19 ± 0,03	-0,12	2	0,92
	11+	0,16 ± 0,06			
taux de croissance	6-10	0,13 ± 0,05	-0,95	6	0,38
	11+	0,11 ± 0,03			
B - Agnelles					
masses en septembre	6-10	0,32 ± 0,02	0,45	3	0,68
	11+	0,32 ± 0,03			
masses en juin	6-10	0,13 ± 0,03	0,75	2	0,53
	11+	0,15 ± 0,04			
taux de croissance	6-10	0,08 ± 0,02	10,85	1	0,059(*)
	11+	0,10 ± 0,02			

4.3.2 Sexe des progénitures

4.3.2.1 Sexes des jeunes en fonction de l'âge maternel

Une régression logistique confirme la relation entre le sexe des jeunes et l'âge maternel (régression: $X^2 = 4,63$, $df = 1$, $P = 0,031$; coefficient de régression partielle entre l'âge maternel et le sexe du jeune: $R = 0,0575$, $P = 0,033$) (voir aussi Figure 4.4). Puisque les agneaux sont codés comme 1 et les agnelles codées comme 2, un coefficient positif de régression partielle, en fonction de l'âge maternel, indique que les brebis plus âgées produisent plus d'agnelles que d'agneaux.

4.3.2.2 Nombre de jeunes sevrés

La figure 3.4 du chapitre 3 démontrait que les brebis de longévité de 8 à 10 ans produisaient moins de jeunes entre les âges de 2 et 7 ans comparativement aux brebis de longévité de 11 ans et plus. Afin de pouvoir effectuer des comparaisons directes avec ces résultats, les mêmes échantillons ont été choisis, c'est-à-dire les brebis de longévité de 8 à 10 ans et celles de longévité de 11 ans et plus, nées au plus tard en 1983. Des comparaisons ont été faites entre le nombre d'agneaux sevrés entre les deux catégories de longévité, ainsi qu'entre le nombre d'agnelles sevrées entre ces mêmes catégories de longévité. Les résultats démontrent que les brebis qui vivent au moins 11 ans avaient sevré plus d'agneaux entre les âges de 2 et 7 ans (moyenne = $2,2 \pm 1,3$, $n = 21$) que les brebis mortes entre 8 et 10 ans (moyenne = $1,4 \pm 0,9$, $n = 18$) ($t_{37} = 2,24$, $P = 0,031$). Le nombre d'agnelles sevrées entre 2 et 7 ans est toutefois semblable pour les 2 catégories de brebis (longévité de 8 à 10 ans: moyenne = $3,4 \pm 1,8$, $n = 18$; longévité de 11 ans et plus: moyenne = $2,8 \pm 1,9$, $n = 21$) ($t_{37} = -1,13$, $P = 0,265$).

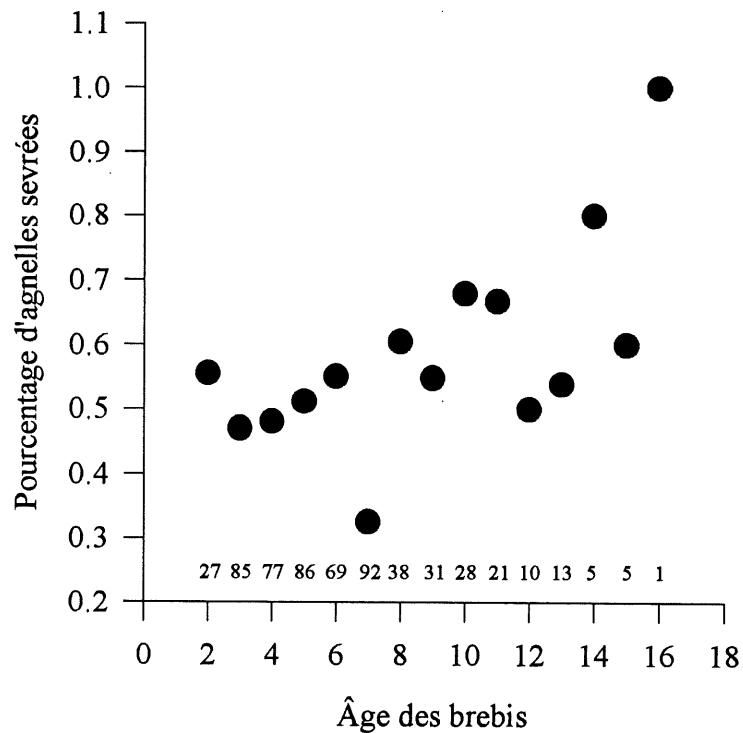


Figure 4.4 Pourcentage d'agnelles sevrées en fonction de l'âge des brebis, pour les brebis de Ram Mountain âgées de 2 à 16 ans. Les tailles d'échantillons apparaissent au-dessus de l'abscisse et représentent le nombre de brebis ayant sevré un jeune de sexe connu.

4.3.2.3 Variations au cours de la vie dans le rapport des sexes parmi les progénitures des brebis à longévité importante

Une régression logistique a comparé les changements en rapports de sexes au cours de la vie des brebis qui ont vécu au moins 11 ans, afin de déterminer à quel point le rapport des sexes change en fonction de l'âge chez les brebis qui vivent longtemps. Les résultats ont démontré un changement significatif dans le rapport des sexes des progénitures en fonction de l'âge (régression: $X^2 = 8,32$, $dl = 1$, $P = 0,0039$; coefficient de régression partielle $R = 0,142$, $P = 0,0047$). Les brebis qui vivent longtemps sevreraient donc plus d'agneaux au début de leur vie et plus d'agnelles à la fin de leur vie.

4.3.2.4 Nombre de jeunes de sexe inconnu

Les rapports de sexes dans les sections précédentes ont été calculés sans tenir compte du nombre de jeunes de sexe inconnu. Ces derniers sont en grande majorité ceux qui meurent à la naissance ou avant la première semaine de vie. Une régression logistique a démontré que le rapport entre jeunes de sexe connu et ceux de sexe inconnu était indépendant de l'âge maternel (régression: $X^2 = 0,23$, $dl = 1$, $P = 0,63$), même lorsque l'âge était ajouté au modèle sous forme quadratique (facteur âge à la deuxième puissance) (régression: $X^2 = 0,79$, $dl = 2$, $P = 0,67$). L'hypothèse d'une augmentation de mortalité néonatale pour les agneaux nés de vieilles brebis est donc réfutée.

4.4 DISCUSSION

Les résultats de ce chapitre ont établi que l'effort de reproduction chez les brebis sénescences est inférieur à celui des brebis âgées de 6 à 10 ans. Cette diminution de l'effort de reproduction en fonction de l'âge est à l'encontre des théories qui prédisent son augmentation à la fin de la vie (Fisher, 1958; Williams, 1966; Charlesworth et Leon, 1976). La réduction de l'effort de reproduction chez les vieilles brebis a été documentée à

travers deux phénomènes complémentaires. Le premier est une diminution du rapport de masses entre les agneaux et leur mère à la fin de la lactation et le second, une augmentation de la proportion d'agnelles au sevrage en fonction de l'âge. Bien que l'effort de reproduction accordé aux agnelles soit indépendant de l'âge maternel, les vieilles brebis élèvent significativement plus d'agnelles que d'agneaux jusqu'au sevrage, ces premières étant moins coûteuses à produire et à allaiter (Hogg *et al.*, 1992; Bérubé *et al.*, 1996).

Des comparaisons d'effort de reproduction, entre les brebis qui ont vécu longtemps et celles qui sont mortes avant l'âge de 11 ans, indiquent que l'effort de reproduction entre les âges de 6 et 10 ans, en terme de rapport de masses au sevrage, est égal pour les deux catégories de brebis. Cependant, les brebis qui vivent plus de 11 ans vont produire plus de jeunes au début de leur vie que celles qui meurent avant 11 ans (longévité 8 à 10 ans) (voir chapitre 3). Cette différence s'explique aussi par une plus grande proportion d'agneaux que d'agnelles sevrés au début de la vie, chez les brebis qui vivent 11 ans et plus. Puisque les agneaux sont plus coûteux que les agnelles, ce résultat appuie davantage l'hypothèse de condition individuelle supérieure chez les brebis qui vivent plus longtemps.

4.4.1 Rapports de masses

La différence en effort de reproduction entre les vieilles brebis et les brebis âgées de 6 à 10 ans est prononcée lorsqu'elles ont des agneaux, mais pour celles qui ont des agnelles, il n'existe pas de différence en effort de reproduction en fonction de l'âge. La diminution de l'effort de reproduction chez les vieilles brebis qui ont des agneaux est due au fait que ces derniers ont tendance à être plus petits au sevrage, alors que les vieilles brebis sont plus lourdes. Ainsi, l'interaction des changements opposés de ces deux variables résulte en une diminution du rapport de masses en septembre, en fonction de l'âge. Il est donc possible que les jeunes brebis puissent ajuster leur effort de reproduction en fonction du sexe de leur jeune, investissant au maximum dans les agneaux.

Selon les Figures 4.3 C et D, les agneaux semblent plus affectés par la densité de population que les agnelles. La densité, à elle seule, ne peut toutefois pas expliquer la diminution de masse des agneaux au sevrage: s'il n'existait pas d'effet de l'âge maternel, à forte densité, tous les agneaux seraient petits, indépendamment de l'âge maternel. Les régressions multiples ont toutefois démontré une diminution de la masse des agneaux en fonction de l'âge maternel, en présence du facteur densité de population. De surcroît, à forte densité de population, le taux de croissance des agneaux diminue en fonction de l'âge maternel. Il est cependant possible que la densité élevée accentue le coût des agneaux chez les vieilles brebis, qui pourraient être en moins bonne condition qu'à faible densité, mais cette hypothèse ne peut encore être testée; toutes les vieilles brebis (à l'exception de 3) pour lesquelles il y a des données de rapports de masses en septembre ont existé à forte densité. Il n'est donc pas possible de déterminer si les vieilles brebis auraient le potentiel d'accorder aux agneaux, dans de meilleures conditions environnementales, un effort de reproduction supérieur à celui qu'elles accordent à forte densité. La diminution expérimentale de densité prévue pour Ram Mountain dans les années à venir devrait fournir des données aptes à tester cette hypothèse.

Les brebis échantillonnées dans le cadre de ce chapitre sont seulement celles qui ont élevé des jeunes de sexe connu. L'échantillonnage diffère donc de celui du chapitre 3, où toutes les brebis étaient utilisées dans la détermination des changements en masse par rapport à l'âge. Il est possible que le statut de reproduction influence la masse corporelle (ou inversement), de sorte que seulement les jeunes brebis les plus lourdes réussissent à se reproduire à forte densité de population (Jorgenson *et al.*, 1993a). Ceci pourrait expliquer pourquoi, dans ce chapitre-ci, durant les années à forte densité de population, les jeunes brebis étaient aussi lourdes (et non plus légères) que les vieilles brebis (Figure 4.3 F). L'égalité des masses corporelles entre ces deux groupes de brebis pourrait également être due au fait que les vieilles brebis perdent de la masse (chapitre 3), ce qui pourrait les ramener sur un plan d'égalité avec les brebis plus jeunes.

L'ANCOVA sur les rapports de masses en septembre n'avait pas décelé de différences dans l'effort de reproduction en fonction du sexe des jeunes, alors que les analyses des variables isolées (masses des jeunes et masses des mères) ont démontré que les agneaux étaient plus lourds que les agnelles, sans qu'il n'y ait de différence dans la masse maternelle (voir aussi Bérubé *et al.*, 1996). Cette divergence dans les résultats entre rapports de masses et masses isolées reflète fort probablement une augmentation de l'erreur de mesure avec l'utilisation de rapports, donc une augmentation de la variabilité des données. Ces caractéristiques, couplées avec celles de plus petites tailles d'échantillons pour les rapports de masses, entraînent une moins bonne capacité de détecter des différences réelles entre des moyennes.

Il existait des variations en fonction de l'âge pour le rapport de masses en septembre, mais pas pour les rapports de masses en juin, ni pour les rapports de taux d'accumulation de masse estivale. Festa-Bianchet *et al.* (1996) ont trouvé que les masses des brebis en juin étaient plus variables d'une année à l'autre que leurs masses en septembre. Celles qui perdent beaucoup de masse pendant l'hiver et qui sont inférieures au seuil de masse critique pour la survie hivernale ne sont vraisemblablement pas présentes dans l'échantillon de masses au printemps et de plus, l'échantillon de masses en juin exclut les brebis qui n'ont pas mis bas avant le 5 juin. Il est également possible que les masses en juin soient empreintes d'une variabilité qui ne soit pas due à l'effort de reproduction, puisque les dates de mises bas diffèrent en fonction de la masse des femelles (chapitre 5). Même si les résultats n'ont pas démontré de différences en effort de reproduction prénatal en fonction de l'âge maternel, il est possible que les données disponibles pour la population de Ram Mountain ne soient pas assez précises pour évaluer cet aspect. L'indépendance de la masse des jeunes en juin par rapport à la densité de population est un indice additionnel de "l'invariabilité" des mesures en juin. La taille des jeunes à la naissance est vraisemblablement contrainte par une taille maximale qui, lorsque dépassée, pourrait engendrer une mise bas difficile pouvant mettre en danger la survie de la mère ou du jeune (Blunt *et al.*, 1977). Ces facteurs additionnels diminuent la variabilité des données

mesurées pour l'effort de reproduction prénatal, expliquant davantage pourquoi il n'a pas été possible de détecter une différence dans l'effort de reproduction prénatal en fonction de l'âge maternel. Ainsi, le potentiel d'ajustement de l'effort de reproduction pendant l'allaitement (rapports de masses en septembre) aurait une meilleure valeur prédictive que l'effort de reproduction prénatal (c'est-à-dire les rapports de masses en juin).

Le taux de croissance des agneaux à forte densité de population diminue en fonction de l'âge maternel. Au sevrage, une plus petite masse des agneaux nés de vieilles brebis serait donc associée à une accumulation plus lente de masse corporelle pendant l'été. Ce résultat explique pourquoi les agneaux nés de mères plus âgées ont une plus petite masse au sevrage: ils ont la même masse en juin (peu après la naissance) comparativement aux agneaux nés de mères d'âge moyen, mais ils accumulent leur masse plus lentement. Le taux de croissance des agnelles, comme celui des agneaux, varie en fonction de la densité de population, mais indépendamment de l'âge maternel. Ce résultat concorde avec le fait qu'il n'y a pas de différence en masse corporelle au sevrage entre les agnelles nées de brebis âgées de 6 à 10 ans ou de vieilles brebis.

Puisque la date de naissance des agneaux est indépendante de l'âge maternel (chapitre 5), la plus petite masse au sevrage des agneaux nés de vieilles brebis n'est pas due à des variations dans la durée de la période d'exploitation de la végétation pour ces brebis et leurs agneaux. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle des facteurs intrinsèques maternels influencent la capacité d'investir pendant la lactation et entraîneraient un ralentissement de la croissance chez les agneaux nés de vieilles brebis. Ainsi, une diminution de l'effort de lactation pourrait expliquer la diminution des rapports de masses au sevrage chez les vieilles brebis qui ont des agneaux. Selon certaines études, la lactation représente en moyenne 75% des coûts de la reproduction chez les ongulés (Loudon et Racey, 1986) et chez plusieurs espèces, les mâles sont allaités plus longtemps (Reiter *et al.*, 1978) ou plus fréquemment (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Trillmich, 1986; Lee et Moss, 1986) que les femelles. Pendant l'été, les brebis doivent subvenir aux besoins de la

lactation tout en accumulant de la masse afin de pouvoir survivre durant l'hiver. De plus, la production de lait pourrait varier en fonction de l'âge des mères: chez les brebis laitières domestiques, la quantité de lait produite par les vieilles brebis est inférieure à ce que produisent les brebis d'âge moyen (communication personnelle P.G. Marnet, Inra/ENSAR Équipe de recherche sur la traite, Rennes, France). Si ce phénomène existe également chez les brebis du mouflon d'Amérique et si la production de lait peut varier en fonction de la condition corporelle, il est possible que les brebis d'âge moyen soient capables d'allaiter davantage leurs agneaux que leurs agnelles, ce qui concorderait avec la théorie d'investissement différentiel (Maynard Smith, 1980). En revanche, les vieilles brebis pourraient subir des contraintes physiologiques qui les empêcheraient de produire assez de lait pour investir au maximum dans un agneau. Il en résulterait donc une diminution de l'effort de lactation chez les vieilles brebis avec des agneaux; cet effort de lactation deviendrait égal à celui normalement accordé aux agnelles. Byers et Moodie (1990) ont avancé que, chez les ongulés où la portée est fixée à un jeune, certaines femelles ont un potentiel d'investissement supérieur à ce que leur coûtent la production et l'allaitement d'un jeune et ainsi, que ces femelles ne subiraient pas de coûts différentiels de reproduction en fonction du sexe du jeune. Il est donc possible que les brebis âgées de 6 à 10 ans puissent réussir à ajuster leur effort de reproduction en fonction du sexe du jeune, investissant davantage dans les agneaux, comparativement aux brebis sénescences. Il serait intéressant de pouvoir prédire l'importance relative du broutage et de la lactation pour le jeune pendant les différentes étapes de la lactation, en fonction de l'âge de sa mère, afin de déterminer si les vieilles brebis connaissent une diminution dans leur potentiel de production de lait.

Un problème particulier associé à l'utilisation de rapports de masses au sevrage pour évaluer l'effort de reproduction pendant la lactation est dû au fait que chez les ongulés, les jeunes commencent à brouter très tôt après la naissance (Lavigneur et Barrette, 1992). La croissance du jeune, quelques semaines après sa naissance, est donc assurée en partie par son ingestion de végétation. Ce phénomène contraste avec certaines espèces de

pinnipèdes, où les mères s'alimentent peu pendant la lactation et où la croissance du jeune est étroitement associée à la perte de masse corporelle de la mère (Baker *et al.*, 1995). Chez les ongulés, la mère et son jeune connaissent un gain de masse pendant l'été et leurs dépenses énergétiques (surtout la lactation pour la mère) sont en partie compensées par l'ingestion de végétation. Malgré ces contraintes, il a été possible de démontrer une différence dans l'effort de reproduction en fonction de l'âge des brebis.

Il est possible que le maintien de la proximité entre le jeune et sa mère influence le taux de croissance du jeune et sa survie. Si les brebis maximisent leur apport énergétique en s'alimentant là où la végétation est de meilleure qualité, les jeunes auraient plus de chances de trouver une meilleure végétation, et donc d'améliorer leur croissance, en suivant de près leur mère. Il est toutefois peu plausible que cette situation existe chez les mouflons. Le rang social des brebis dépend de leur âge; ce sont les plus vieilles, et non les plus jeunes, qui sont dominantes (Festa-Bianchet, 1991). Ce sont également les plus vieilles qui mènent les groupes vers de nouveaux pâturages (Bérubé, observ. pers.). La plus grande masse des agneaux chez les brebis d'âge moyen serait ainsi difficile à justifier par un meilleur choix de végétation. Il serait également difficile d'expliquer pourquoi seuls les agneaux nés de jeunes brebis, et non les agnelles, pourraient profiter de telles circonstances.

L'efficacité de l'alimentation est un facteur important, car elle gère l'énergie disponible pour les diverses activités métaboliques, dont la reproduction. Deux individus pourraient allouer la même quantité d'énergie à la reproduction, mais différer grandement quant au temps nécessaire à l'accumulation de cette énergie. Lorsqu'une différence existe, entre individus, dans l'efficacité de s'alimenter, les coûts associés à la quête de nourriture peuvent aussi différer, même si les rapports de masses corporelles ou de calories sont identiques (Hirshfield et Tinkle, 1975). Chez le chevreuil, le cerf muet *Odocoileus hemionus* et chez les rongeurs (voir synthèse dans Sadleir, 1984), les femelles qui allaitent une portée consomment plus de nourriture que celles qui ne sont pas lactantes. Chez les

bisons, les jeunes femelles consacrent plus de temps à brouter que les plus âgées et ce sont les jeunes femelles, et non les vieilles, qui font un effort de reproduction supérieur (Green, 1990). Les résultats de la présente étude ont démontré que ce sont les brebis d'âge moyen plutôt que les sénescences qui font un effort de reproduction supérieur, mais ils ne révèlent pas de différences en fonction de l'âge au niveau de la masse des brebis à la fin de la lactation. Des observations de comportement pourraient toutefois servir à établir si le temps de broutage des brebis varie en fonction de leur âge et si ce facteur joue un rôle important dans la diminution de l'effort de reproduction chez les vieilles brebis. Le temps passé à ruminer pourrait également servir à déterminer si l'usure des dents (Skogland, 1988) influence la digestibilité de la végétation ingérée par les vieilles brebis, ce qui pourrait aussi contribuer à la diminution de leur effort de reproduction.

4.4.2 Rapports des sexes

La théorie de la compétition pour les ressources alimentaires localisées ("local resource competition") explique des biais dans les rapports des sexes des progénitures (Clark, 1978; Silk, 1983). Elle est fondée sur le principe que le rang social des femelles et le rôle qu'il leur confère dans la compétition pour l'accès aux ressources alimentaires peuvent entraîner des modifications du rapport des sexes des progénitures. Chez certains primates, les femelles dominantes produisent plus de femelles, puisque la transmission du rang social entre mères et filles peut donner un meilleur succès reproducteur aux filles (Simpson et Simpson, 1982). Par conséquent, les femelles subordonnées ont avantage à produire plus de mâles, car ces derniers auront plutôt tendance à émigrer, ils n'hériteront pas du rang subordonné de leur mère et auront de meilleures chances de maximiser leur succès reproducteur. La théorie initiale de manipulation des rapports des sexes est attribuée à Fisher (1958) et fut modifiée par la suite par Trivers et Willard (1973). Cette dernière théorie prédit que chez les espèces polygynes à dimorphisme sexuel, les mères en bonne condition devraient produire des mâles et si elles sont en mauvaise condition, elles devraient produire des femelles. Ce genre de manipulation du sexe des jeunes peut se

produire à travers l'influence de la condition corporelle des femelles qui, par son effet sur la rythmicité des cycles hormonaux, peut influencer la sélection des chromosomes sexuels pendant la fécondation (Verme et Ozoga, 1981). La théorie de Trivers et Willard (1973) est fondée sur la variation dans le succès reproducteur des adultes, où celui des mâles dépend fortement de leur taille corporelle, alors que chez les femelles adultes il est moins variable puisque moins dépendant de la taille corporelle (Clutton-Brock, 1988). Ainsi, les mères en bonne condition devraient produire des jeunes du sexe le plus coûteux (des mâles), alors que les autres devraient engendrer des jeunes du sexe le moins coûteux (des femelles) (Gomendio *et al.*, 1990). Cette théorie est vérifiée chez plusieurs ongulés, notamment le cerf élaphe (Clutton-Brock *et al.*, 1986) et le wapiti *Cervus elaphus sp.* (Smith *et al.*, 1996), où les femelles en bonne condition produisent plus de mâles. Chez le cerf de Virginie, l'inverse se produit: les femelles primipares ou en mauvaise condition s'accouplent tard dans leur cycle d'oestrus et conçoivent par conséquent plus de mâles (Verme et Ozoga, 1981; voir aussi Verme 1983, 1985). Chez cette espèce, les femelles partagent leur territoire avec leurs filles et lorsqu'elles sont en mauvaise condition, elles auraient avantage à produire plus de mâles, qui émigreraient après le sevrage (Verme, 1983). Cette structure sociale évite une compétition entre les mères et leurs faons mâles pour des sources de nourriture qui sont de faible qualité ou de quantité inférieure (Caley et Nudds, 1987). Chez le cerf de Virginie, la sélection pour l'adaptation du rapport des sexes surviendrait à travers la condition maternelle, mais le biais du rapport des sexes est opposé à celui qui est prédit par la théorie de Trivers et Willard (1973), concordant avec celui de la compétition pour la nourriture. Ainsi, il existe des conclusions contradictoires entre les études de rapports de sexes des progénitures (Clutton-Brock et Iason, 1986; Festa-Bianchet, 1996), et parfois à l'intérieur des mêmes espèces (van Schaik et Hrdy, 1991; Smith *et al.*, 1996).

Les résultats de ce chapitre ont démontré que les brebis âgées d'au moins 11 ans sevreraient plus d'agnelles que d'agneaux. Puisque les rapports des sexes dans la présente étude sont ceux typiquement retrouvés à la moitié de l'été, il aurait été possible que les vieilles brebis

produisent autant d'agneaux que d'agnelles et qu'une diminution de condition corporelle chez les vieilles brebis ait pu augmenter la mortalité néonatale des agneaux. La proportion de jeunes de sexe inconnu était cependant indépendante de l'âge maternel. Cette constatation réfute donc l'hypothèse de mortalité néonatale différentielle en fonction du sexe des jeunes, soutenant la théorie de variations adaptatives du sexe des progénitures de Trivers et Willard (1973). De surcroît, chez le mouflon d'Amérique, les brebis ne défendent pas de territoire et leurs sources de nourriture ne sont normalement pas localisées (Geist, 1971). La théorie de la compétition pour les ressources localisées n'a donc pas de poids pour expliquer le biais dans le rapport des sexes chez cette espèce.

Nos résultats ne permettent pas de confirmer s'il existe, chez les brebis de la population de Ram Mountain, une sélection pour la manipulation du sexe du jeune pendant la conception, à travers une sélection différentielle des chromosomes X et Y. Certaines études chez les ongulés démontrent que le biais des rapports de sexes existe déjà pendant la gestation (Ozoga et Verme, 1981; Rutberg, 1986b; Wauters *et al.*, 1995), soutenant ainsi l'hypothèse de manipulation du rapport des sexes lors de la fécondation. Une mortalité prénatale supérieure pour les fœtus mâles est toutefois un facteur à considérer en ce qui concerne les vieilles brebis du mouflon d'Amérique. Ces dernières subissent une diminution de potentiel de production de jeunes (chapitre 3), mais ces résultats ne permettent pas de déterminer si l'augmentation de la proportion de brebis sèches en fonction de l'âge est due à une diminution, soit dans la capacité de concevoir, soit dans la capacité de mener à terme la gestation.

Chez le mouflon d'Amérique, les agneaux sont plus coûteux à élever que les agnelles (Hogg *et al.*, 1992; Bérubé *et al.*, 1996), donc une forme d'ajustement d'effort de reproduction en fonction de l'âge chez les brebis pourrait être un ajustement du rapport des sexes. Une brebis âgée pourrait ainsi continuer à se reproduire sans compromettre sa survie et sans diminuer son potentiel de reproduction ultérieur. Les coûts supérieurs des mâles pourraient interagir avec le potentiel de reproduction inférieur des vieilles femelles

qui ne pourraient fournir l'énergie supplémentaire nécessaire pour sevrer des mâles de taille importante (comme le font les brebis d'âge moyen). Chez le mouflon d'Amérique, le succès reproducteur des mâles dépend de leur taille corporelle (Geist, 1971; Hogg, 1984, 1988), de sorte que seuls les plus gros réussissent à s'accoupler. Ceux qui sont de petite ou même de taille moyenne risquent de ne pas se reproduire. Sevrer un petit agneau serait donc moins bénéfique, au niveau de la valeur sélective, que sevrer une petite agnelle, ou une agnelle de taille moyenne: le succès reproducteur total des femelles adultes est beaucoup moins variable que celui des mâles, car il dépend beaucoup moins de la taille corporelle. Même si les petites brebis vivent moins longtemps que les grosses (chapitre 3), elles ont néanmoins la possibilité de produire quelques jeunes avant de mourir, comparativement aux petits mâles qui courent le risque de ne pas avoir de descendance. Il existe donc une possibilité de sélection pour les vieilles brebis qui produisent des agnelles à la fin de leur vie: au lieu de produire de petits agneaux et risquer de perdre leur potentiel de reproduction pour les quelques dernières années de leur vie (coûts élevés des agneaux), il leur vaudrait mieux produire des agnelles.

Plusieurs études chez les cervidés et les bovidés rapportent un rang de dominance croissant en fonction de l'âge chez les femelles, les plus vieilles étant les plus dominantes (Rutberg, 1986a; Thouless et Guinness, 1986; Green, 1990; Festa-Bianchet, 1991). Un des avantages d'un rang de dominance supérieur serait un accès privilégié à des sources de nourriture localisées (Barrette et Vandal, 1985). Par contre, des études antérieures sur le mouflon d'Amérique (Eccles et Shackleton, 1986; Festa-Bianchet, 1991) n'ont su trouver d'avantages associés à un rang de dominance élevé chez les brebis, car leurs sources de nourriture ne sont normalement pas localisées, donc ne peuvent être défendues et, de toute façon, les brebis du mouflon d'Amérique ne défendent pas de territoire (Geist, 1971). Des cas particuliers d'associations entre des mères et leurs jeunes d'un an ont été documentés à forte densité pour la population de Ram Mountain, mais ces associations prolongées ne représentaient pas de coûts pour les brebis, lorsqu'elles étaient comparées à celles qui allaitaient des jeunes (L'Heureux *et al.*, 1995). Les associations entre les mères

et leurs jeunes d'un an n'étaient pas retrouvées à faible densité. Ces caractéristiques de structure sociale chez les mouflons, de paire avec les résultats de ce chapitre, appuient davantage l'hypothèse d'une modification du rapport des sexes des progénitures en fonction de l'âge maternel, modification liée à la condition maternelle (Trivers et Willard, 1973), indépendamment de la compétition pour la nourriture entre les mères et leurs jeunes (compétition pour ressources localisées).

4.4.3 Impact de l'effort de reproduction sur le succès reproducteur des brebis

Les théories sur les stratégies d'adaptation vitale sont fondées sur le principe que tous les individus d'une population subissent les mêmes coûts de reproduction. Les résultats du chapitre 3 ont toutefois démontré que les brebis qui sont plus lourdes ont un meilleur potentiel de reproduction et de longévité. Ils ont également suscité l'analyse des rapports de masses en fonction de la longévité des brebis. Les résultats du présent chapitre ont cependant démontré que l'effort de reproduction, en terme de rapports de masses, est égal entre les âges de 6 à 10 ans indépendamment de la longévité des brebis. Ainsi, les différences en longévité observées chez les brebis ne s'expliqueraient pas par un effort de reproduction accru de la part de certaines brebis qui, éventuellement, subiraient une mort précoce à travers les coûts de reproduction.

Il avait été démontré que les brebis de longévité de 11 ans et plus produisaient davantage de jeunes au début de leur vie que celles ne vivant que de 8 à 10 ans (chapitre 3). Cette différence en nombre de jeunes produits se traduisait par une plus grande production d'agneaux au début de la vie, chez les brebis qui vivaient longtemps (résultats de ce chapitre). Selon la théorie de pléiotropie antagoniste (Williams, 1966), si la sélection peut favoriser des gènes avec des effets positifs sur la reproduction au début de la vie et des effets négatifs à la fin de la vie, elle pourrait également favoriser des gènes associés à une augmentation de l'effort de reproduction au début de la vie et une diminution de l'effort de reproduction à la fin de la vie. Ce scénario est retrouvé dans les résultats de ce chapitre, qui démontrent un effort de reproduction supérieur chez les brebis d'âge moyen

lorsqu'elles ont des agneaux. Les résultats appuient l'hypothèse d'une plus grande valeur des agneaux, nés au début de la vie, pour le succès reproducteur des brebis. Étant donné que le succès reproducteur des mouflons mâles est plus variable que celui des brebis et qu'il dépend de la taille corporelle, une stratégie permettant de maximiser le succès reproducteur des brebis serait de produire beaucoup d'agneaux au début de la vie, avec un effort de reproduction maximal, car c'est le moment où la reproduction est plus importante pour le succès reproducteur, suivie d'une plus grande production d'agnelles en âge avancé, alors que l'effort de reproduction diminue. L'hypothèse de pléiotropie antagoniste agissant sur l'effort de reproduction serait donc en concordance avec les résultats démontrant une sénescence reproductive chez les brebis.

CHAPITRE 5

ÂGE DES BREBIS ET AUTRES FACTEURS AFFECTANT LA CHRONOLOGIE DES NAISSANCES

5.1 INTRODUCTION

5.1.1 Principes théoriques

La durée de la période des naissances chez les ongulés et le temps de l'année où elle se produit varient en fonction de facteurs géographiques tels que la latitude, l'altitude et les climats régionaux (Bunnell, 1982; Rutberg, 1987; Risenhoover et Bailey, 1988; Temte *et al.*, 1991). Chez les mammifères, il existe des patrons de naissances à rythmicité saisonnière marquée, selon lesquels environ 80 % des naissances ont lieu pendant quelques jours ou semaines (Rutberg, 1987). Ces patrons sont retrouvés chez des espèces de régions septentrionales à climat rigoureux. Des naissances réparties sur la majeure partie de l'année sont caractéristiques d'espèces peuplant des régions méridionales à climat tempéré (Jongejan *et al.*, 1991). La durée de la période de mise bas chez les espèces à reproduction saisonnière est variable, selon les contraintes environnementales. Chez le mouflon d'Amérique, peuplant des régions alpines septentrionales, la plupart des naissances ont lieu pendant une période de 2 semaines entre la mi-mai et le début juin (Festa-Bianchet, 1988a, 1988d), tandis que chez le mouflon de Corse (*Ovis gmelini*), retrouvé dans des régions alpines mais à climat plus tempéré, les naissances ont lieu pendant une période de 9 semaines entre la fin mars et le début juin (Bon *et al.*, 1993). Les populations ou espèces peuplant des régions à climat intermédiaire (sur un gradient établi entre les exemples mentionnés) possèdent des saisons de mise bas de durée intermédiaire (McCoy *et al.*, 1995).

Chez les ongulés, deux théories, qui ne s'excluent pas l'une l'autre, sont utilisées pour expliquer l'évolution des patrons saisonniers de reproduction (Rutberg, 1987). L'une des théories est basée sur la phénologie de la végétation, l'autre sur le risque de prédation pour les nouveaux-nés. La première, basée sur la phénologie de la végétation, jouerait un rôle important dans la synchronisation saisonnière des naissances. Particulièrement chez les ongulés septentrionaux, la mise bas a lieu peu avant le début de la période de croissance végétative. Le retardement des mises bas par rapport à la phénologie de la végétation pourrait représenter un sérieux désavantage dans le bilan énergétique annuel d'espèces qui, comme le mouflon d'Amérique, exploitent des pâturages à saison de croissance très courte (Bunnell, 1982; Thompson et Turner, 1982). Étant donné que la lactation représente la majeure partie des coûts énergétiques associés à la reproduction chez les ongulés (Loudon et Racey, 1986), les femelles dont la mise bas est synchrone avec le pic de croissance de végétation seraient le plus en mesure de bénéficier d'un apport énergétique et protéique important pour la lactation (Munro, 1962; Berger, 1979; White, 1983). Par ailleurs, une période de lactation décalée par rapport à la période d'exploitation de nouvelle végétation pourrait signifier une diminution de production de lait plus tôt que normal pendant la phase d'allaitement, à cause d'une réduction de l'apport énergétique provenant de la végétation (Festa-Bianchet, 1988d). L'accumulation de masse estivale est également un phénomène saisonnier chez les ongulés de régions septentrionales, qui se trouve conjugué temporellement avec la lactation (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Leader-Williams, 1988; Kojola, 1993; Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Les femelles pouvant exploiter la période d'abondance et de qualité protéique de la végétation pendant la lactation seraient ainsi plus aptes à combler leurs propres besoins énergétiques, ainsi que ceux de leurs jeunes pendant l'allaitement (Festa-Bianchet, 1988d; Bocquier *et al.*, 1990). Chez les rennes, une mauvaise alimentation estivale entraîne une diminution de la production de lait et une diminution de la croissance des jeunes (White, 1983), mais sans qu'il n'y ait de conséquence sur la masse maternelle (Chan-McLeod *et al.*, 1994). Ainsi, en période de stress alimentaire, les conflits énergétiques existant entre la lactation et l'accumulation de

masse maternelle peuvent être modifiés et priorité accordée à l'accumulation de masse estivale maternelle (Chan-McLeod *et al.*, 1994), au détriment des jeunes qui auront une masse inférieure. Chez les ongulés qui ont des nouveaux-nés précoces, bien que l'allaitement constitue la majeure partie de l'apport énergétique des jeunes pendant leur premier mois de vie, ces derniers peuvent commencer à se nourrir de végétation dès l'âge de 2 semaines (Lavigueur et Barrette, 1992). Donc, la possibilité d'exploiter une végétation à forte teneur en protéines serait ainsi favorable à leur croissance et à leur survie.

Un deuxième phénomène utilisé pour expliquer la périodicité saisonnière des naissances est la prédation des nouveaux-nés (Sinclair, 1977; Whitten *et al.*, 1992). Certaines espèces, telles que le caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) et le gnu (*Connochaetes taurinus*) des savannes africaines, migrent en grands troupeaux sur des étendues de surfaces planes offrant peu de protection contre les prédateurs (Kelsall, 1968; Estes, 1976). La mise bas synchronisée chez ces espèces est avantageuse pour les jeunes puisque les prédateurs sont saturés de proies, ne pouvant cibler tous les nouveaux-nés simultanément. Les patrons saisonniers de naissances auraient donc évolué parce que la survie des jeunes était maximisée, que ce soit selon leurs besoins énergétiques ou l'activité de leurs prédateurs. Bien que la théorie du climat (phénologie de la végétation) et celle de la prédation soient toutes deux utilisées pour expliquer l'évolution de patrons saisonniers de mise bas chez les ongulés, des études comparatives, utilisant des espèces réparties sur une variété d'habitats, ont conclu qu'une plus grande importance doit être accordée aux facteurs climatiques et alimentaires dans l'évolution du synchronisme des mises bas chez les ongulés septentrionaux (Bunnell, 1982; Rutberg, 1987).

La périodicité des cycles de reproduction saisonniers serait donc réglée par des facteurs proximaux tels que la photopériode (Bunnell, 1980; McGrew et Webster, 1995). L'influence de la photopériode n'empêche toutefois pas que des facteurs individuels et

environnementaux puissent aussi agir au niveau de la condition corporelle des femelles, ce qui entraîne une certaine variabilité dans la distribution temporelle des naissances. Ainsi, des facteurs environnementaux comme la densité de population et des territoires à faible qualité alimentaire (Grubb, 1974; Skogland, 1984; Clutton-Brock *et al.*, 1987; Ens *et al.*, 1992) ou des facteurs intrinsèques, comme l'âge des femelles et leur reproduction antérieure, peuvent retarder l'oestrus par l'intermédiaire d'une diminution de la condition corporelle (Leader-Williams, 1983). Chez le cerf élaphe, les effets d'une forte densité de population sur le succès reproducteur sont surtout observés chez les très jeunes et les vieilles biches (Clutton-Brock *et al.*, 1983). Chez plusieurs espèces, le retardement de la mise bas chez les jeunes femelles est associé à de plus faibles réserves corporelles, qui elles-mêmes sont dues à une plus petite taille corporelle (Rhodes *et al.*, 1991; Lunn et Boyd, 1993).

Normalement, des conceptions tardives entraînent des mises bas tardives, ce qui peut contribuer à une diminution de la survie des jeunes (Grubb, 1974; Guinness *et al.*, 1978b; Agyemang, 1992). Chez certaines populations de mouflons, les jeunes nés bien après le pic des naissances ont une survie inférieure (Bunnell, 1980; Festa-Bianchet, 1988d). La faible qualité des jeunes nés tard est associée à un allaitement et à une alimentation de moindre qualité, à cause d'une végétation sénescence. Les coûts de la reproduction antérieure peuvent également se manifester par un retardement de la mise bas subséquente. Chez les biches du cerf élaphe, celles qui ont élevé un faon jusqu'au sevrage mettent bas en moyenne 4 jours plus tard le printemps suivant comparativement à celles qui n'ont pas sevré de faon (Clutton-Brock *et al.*, 1983).

L'impact de la date de naissance peut se répercuter tout au long de la vie d'un individu. Les bénéfices à long terme d'une naissance hâtive se traduisent, chez les femelles du bison, par une meilleure croissance, un meilleur succès reproducteur et un rang élevé dans la hiérarchie sociale (Green et Rothstein, 1993a), et par contre une date d'éclosion tardive

est reliée à une masse adulte inférieure chez les oies (*Anser caerulescens caerulescens*) (Cooch *et al.*, 1991). L'impact d'une faible masse corporelle au sevrage est apparente au moins jusqu'à l'âge de 2 ans et demi chez les mâles du cerf de Virginie (Schultz et Johnson, 1995). À Ram Mountain, les agneaux sevrés expérimentalement avant la période normale étaient plus petits à l'âge de 4 ans (Festa-Bianchet *et al.*, 1994). En outre, les résultats du chapitre 3 ont démontré que les brebis qui avaient le meilleur succès reproducteur total étaient celles qui vivaient le plus longtemps et que ceci était associé à une masse corporelle supérieure au début de la vie. Chez les espèces polygynes à dimorphisme sexuel, comme le mouflon d'Amérique (Geist, 1971; Hogg, 1984, 1988), le succès reproducteur des mâles dépend fortement de leur taille corporelle (Clutton-Brock *et al.*, 1979; Le Boeuf et Reiter, 1988; Moss, 1983) alors que celui des femelles est comparativement moins variable (Clutton-Brock, 1988). Pour ces espèces, l'impact d'une naissance tardive pourrait être différent selon le sexe du jeune.

La date de mise bas est un trait d'histoire de vie qui présente une certaine plasticité (Berger, 1992) et qui a le potentiel de façonner les caractéristiques des stratégies d'adaptation vitale. Ce trait d'histoire de vie peut ainsi avoir un impact à long terme sur le succès reproducteur, autant chez les mères que chez leurs jeunes, et influencer de façon significative la valeur sélective des individus.

5.1.2 Objectifs et hypothèses

5.1.2.1 Objectifs

L'objectif premier de ce chapitre était de déterminer l'influence de facteurs intrinsèques reliés à l'âge maternel et à la condition corporelle, sur les dates de mise bas, chez les brebis du mouflon d'Amérique. La survie des jeunes a été analysée en fonction de la date de naissance et des paramètres maternels, afin d'évaluer les interactions entre ces facteurs.

Afin de pouvoir vérifier le rôle de la prédation des nouveaux-nés comme pression sélective sur la distribution des naissances, il faudrait connaître les causes de mortalité des nouveaux-nés. Une deuxième approche serait l'analyse des mortalités néonatales en fonction des dates de naissance: si la prédation était importante, il devrait y avoir une forte incidence de mortalités néonatales parmi les naissances tardives. Ces données ne sont toutefois pas disponibles pour Ram Mountain (voir la section 2.3.2). En effet, bien qu'il soit possible de constater qu'une brebis soit gestante lors des captures, il est impossible de connaître la date de mise bas lorsqu'il y a mortalité néonatale.

Les hypothèses testées dans le contexte de ce chapitre sont ainsi limitées aux facteurs intrinsèques associés à la condition et à l'âge maternels, avec une interprétation des influences possibles de la phénologie de la végétation en fonction de la chronologie temporelle des naissances.

5.1.2.2 Hypothèses

À l'heure actuelle, il n'existe que très peu d'études chez les ongulés vivant en liberté qui décrivent la distribution temporelle des naissances en fonction de l'âge maternel. De surcroît, les résultats présentés dans ce chapitre seront parmi les rares qui décrivent cette relation pour de vieilles femelles. Les résultats du chapitre 3 ont démontré que dans la population de Ram Mountain, les très vieilles brebis subissent une diminution de condition corporelle en fonction de l'âge, suivie d'une réduction du succès reproducteur. Il a été question, dans le présent chapitre, de vérifier si la sénescence reproductive chez les vieilles brebis était accompagnée d'un retardement des mises bas, de tester si la masse corporelle influençait les dates de mises bas chez les brebis et de déterminer si l'âge influençait la relation entre la masse corporelle et la mise bas. L'importance de ces résultats vient du fait qu'aucune étude ne considère l'influence de la masse corporelle sur les dates de mise bas

d'individus très âgés, en particulier chez des ongulés vivant en liberté. Les hypothèses suivantes ont été postulées afin de déterminer le rôle des facteurs intrinsèques sur la date de mise bas chez les brebis de Ram Mountain:

Hypothèse nulle: Les dates de mise bas sont indépendantes de l'âge des brebis.

Hypothèse nulle: Les dates de mise bas sont indépendantes de la masse corporelle des brebis au mois de septembre de l'année précédente.

La reproduction antérieure peut affecter la condition corporelle des femelles: le fait d'élever un jeune jusqu'au sevrage peut retarder le cycle d'oestrus subséquent (Clutton-Brock *et al.*, 1983; Hogg *et al.*, 1992) et entraîner une prochaine mise bas tardive. Il importe d'incorporer le sexe du jeune précédent dans les analyses (Clutton-Brock *et al.*, 1983), car dans la population de Ram Mountain, le fait d'élever un agneau entraîne une diminution subséquente du succès reproducteur (par rapport au sevrage d'une agnelle). La durée de la gestation pourrait donc dépendre du sexe du jeune. Chez les espèces à dimorphisme sexuel, où les mâles adultes ont une taille corporelle supérieure à celle des femelles, la durée de la gestation est plus longue pour les progénitures mâles que pour les progénitures femelles (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Lunn *et al.*, 1993). Les hypothèses suivantes ont été testées en fonction de l'âge des brebis:

Hypothèse nulle: La date de mise bas est indépendante de la reproduction antérieure des brebis et du sexe du jeune sevré l'année précédente.

Hypothèse nulle: La date de mise bas des brebis est indépendante du sexe du fœtus.

Les résultats du chapitre 4 ont démontré que les vieilles brebis (11 ans et plus) accordaient un effort de reproduction inférieur à celui des brebis âgées de 6 à 10 ans et que cette

relation était surtout due à une diminution de la masse des agneaux en fonction de l'âge de leur mère. Une mise bas tardive pourrait entraîner une diminution du taux de croissance et par conséquent une réduction de la masse au sevrage, facteur important pour la survie hivernale des jeunes (Festa-Bianchet *et al.*, sous presse). Les données recueillies à Ram Mountain permettent de vérifier si la date de mise bas joue un rôle dans les variations de masse corporelle des jeunes en fonction de l'âge maternel et de tester le taux de croissance et la survie des jeunes par rapport à la date de mise bas.

Hypothèse nulle: La masse corporelle au sevrage et le taux de croissance estival des jeunes sont indépendants de leur date de naissance.

Hypothèse nulle: La survie des jeunes est indépendante de leur date de naissance.

5.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

5.2.1 Estimation des dates de naissance

Les dates de naissance des jeunes ont été déterminées dans la population de Ram Mountain pour les années 1992, 1994 et 1995. Ces dates ont été calculées en utilisant plusieurs informations. Tout d'abord, une moyenne a été calculée en employant la dernière date à laquelle une brebis a été vue sans jeune et la première date où elle a été recensée avec un jeune. Cette moyenne de date de naissance a été corroborée aux données de capture à la trappe, lorsqu'elles étaient disponibles, car ces données confirmaient le statut de reproduction des brebis, à savoir si elles étaient gestantes (pis avec colostrum), lactantes, ou si elle avaient perdu leur jeune à la naissance (lait "aqueux" ou très clair). Comme pour la plupart des études portant sur les dates de naissance (Fairbanks, 1993; Gaillard *et al.*, 1993; Green et Rothstein, 1993b; Réale et Boussès, 1995), des critères de classification ont été établis pour que la date de naissance des jeunes puisse être estimée

lorsqu'ils étaient recensés pour la première fois. La précision des estimations est évaluée à ± 5 jours, ce qui concorde avec celles des études citées ci-dessus (voir aussi Bunnell, 1980, 1982). Les critères mentionnés classifiaient la coordination des jeunes, leur taille et la couleur de leur manteau. Des catégories d'âge (en jours) ont été établies pour estimer l'âge des jeunes lors de leur premier recensement: 1) 1 à 3 jours, 2) 3 à 7 jours, 3) 7 à 10 jours, 4) 10 à 15 jours, 5) 15 à 21 jours, 6) 21 jours et plus. Les jeunes des catégories 1) et 2) étaient beaucoup moins agiles et moins actifs que ceux des catégories 3) à 5). La couleur du manteau des jeunes des catégories 1) à 3) était plus foncée que celle des jeunes plus âgés. Ce n'est qu'en 1995 que des jeunes ont pu être aperçus d'assez près, lors de leur premier recensement, pour déterminer s'ils portaient encore leur cordon ombilical. Ces jeunes furent classifiés parmi les catégories 1) et 2). La durée de la gestation chez les brebis du mouflon d'Amérique a été estimée à $174,2 \pm 1,7$ jours (étendue: 171 à 178 jours) (Shackleton *et al.*, 1984), ce qui concorde avec d'autres données rapportées par des études antérieures sur le genre *Ovis* (176 jours: Blunt *et al.*, 1977; 175 jours: Geist, 1971). Il n'est toutefois pas possible d'estimer la durée individuelle de la gestation à Ram Mountain, car la période d'accouplement survient à la fin novembre alors que le site d'étude n'est plus accessible.

Avant d'effectuer les analyses statistiques, les dates de naissance ont été codées comme les dates de capture, c'est-à-dire que la journée 0 représentait le 24 mai. Étant donné que la période de mise bas débute avant le 24 mai dans la population de Ram Mountain, il a fallu coder les jours précédant le 24 mai dans l'étendue des négatifs (exemples: le 23 mai fut codé -1, le 22 mai fut codé -2, etc.).

5.2.2 Analyses statistiques

Toutes les analyses de dates de naissance ont été effectuées en n'utilisant que les brebis âgées de 6 ans et plus, afin de restreindre les comparaisons aux brebis d'âge moyen (6 à 10

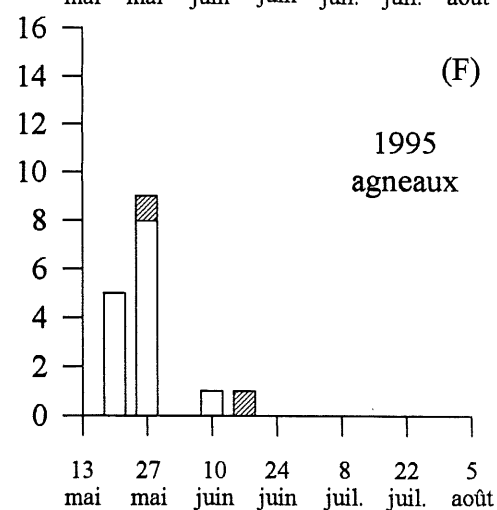
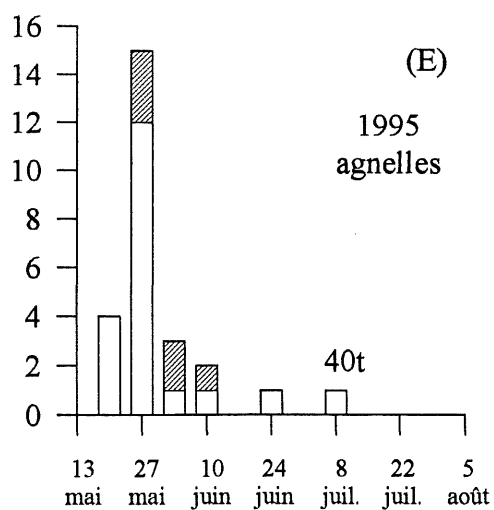
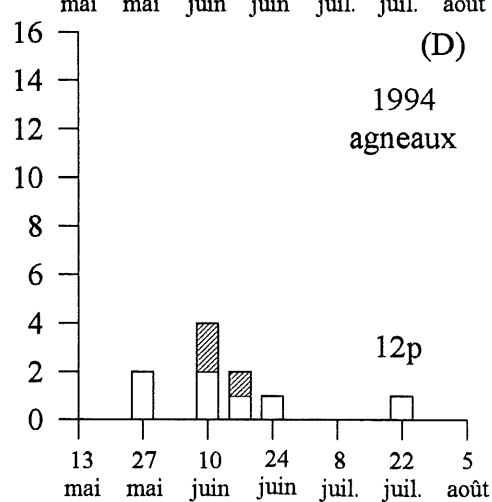
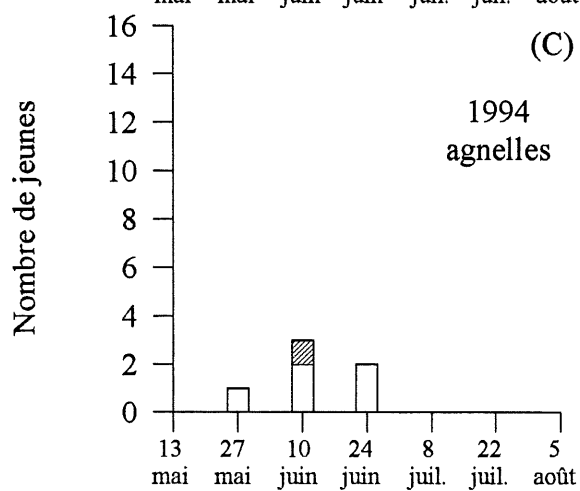
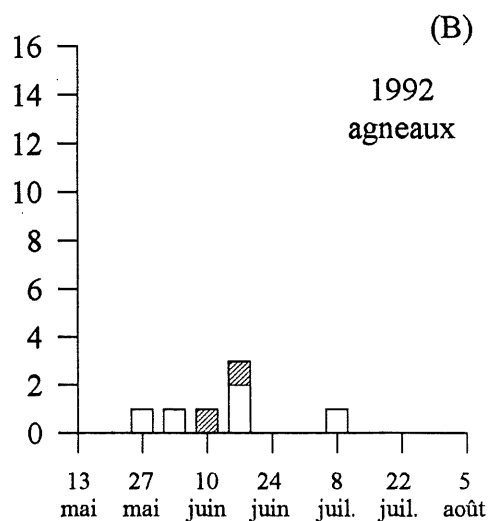
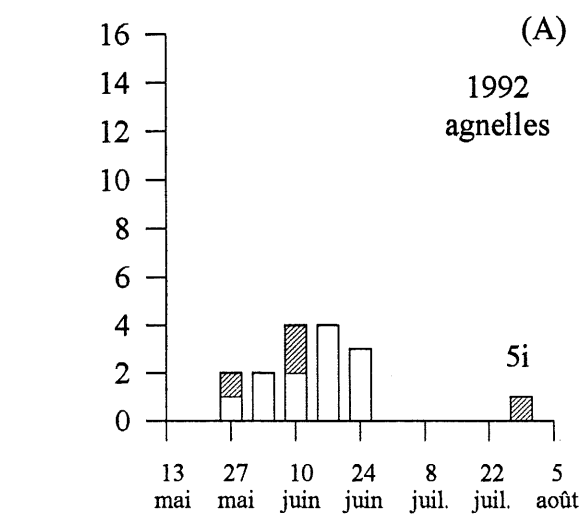
ans) et aux vieilles brebis (11 ans et plus), comme dans les deux chapitres précédents. Aucune brebis primipare n'apparaissait dans cet échantillon.

5.2.2.1 Transformation des dates de naissance

Les moyennes annuelles des dates de naissance ont été calculées combinant les mères d'agneaux, les mères d'agnelles ainsi que celles dont le sexe du jeune n'était pas connu. Une ANOVA a décelé des différences entre ces moyennes annuelles ($F_{2,87} = 11,12$, $P = 0,0001$). Un test post-hoc de Fisher s'appuyant sur la plus petite différence significative a démontré que les moyennes des années 1992 (date moyenne de mise bas = 15 juin \pm 13,6 jours, $n = 26$) et 1994 (moyenne = 14 juin \pm 13,4 jours, $n = 19$) étaient semblables et plus tardives que celle de 1995 (moyenne = 31 mai \pm 15,7 jours, $n = 45$) (Figure 5.1). Il importe de noter que 1995 représentait une distribution des naissances typique des années recensées depuis 1975, alors que celles de 1992 et 1994 étaient tardives. Cette observation est confirmée par le nombre de brebis, âgées de 6 ans et plus, qui étaient encore gestantes lors de leur première capture de l'été: 19 brebis (40,4 %) en 1992, 14 brebis (31,1 %) en 1994 et seulement 8 brebis (14,5 %) en 1995. Pour l'ensemble des années 1978 à 1991, seulement 18 brebis (2,4 %) ont été capturées alors qu'elles étaient encore gestantes. Les différences inter-annuelles entraînaient donc une distribution bimodale lorsque les données étaient regroupées. Deux types de transformations ont été effectués et ce, en fonction du type d'analyse statistique effectué.

Une centralisation des données par rapport aux moyennes annuelles a été exécutée pour les analyses testant la date de naissance en fonction de facteurs individuels (âge, masse, sexe du jeune, reproduction antérieure). La moyenne des dates de naissance pour chaque année a donc été soustraite des dates de naissance originales. Cette transformation avait comme résultat une distribution unimodale lorsque les données des trois années étaient regroupées (Figure 5.2). La centralisation des données a été utilisée pour corriger les

Figure 5.1 Distribution des fréquences de dates de naissance des agnelles et des agneaux pour 1992 (A et B), 1994 (C et D) et 1995 (E et F). Ces données représentent les jeunes nés de brebis âgées de 6 à 10 ans (colonnes blanches) et ceux nés de brebis âgées de 11 ans et plus (colonnes rayées). Les intervalles de classes des histogrammes sont de 7 jours; l'abscisse représente les moyennes d'intervalles à toutes les 2 classes. Les brebis 5i, 12p et 40t avaient les mises bas les plus tardives parmi celles dont le sexe du jeune était connu.



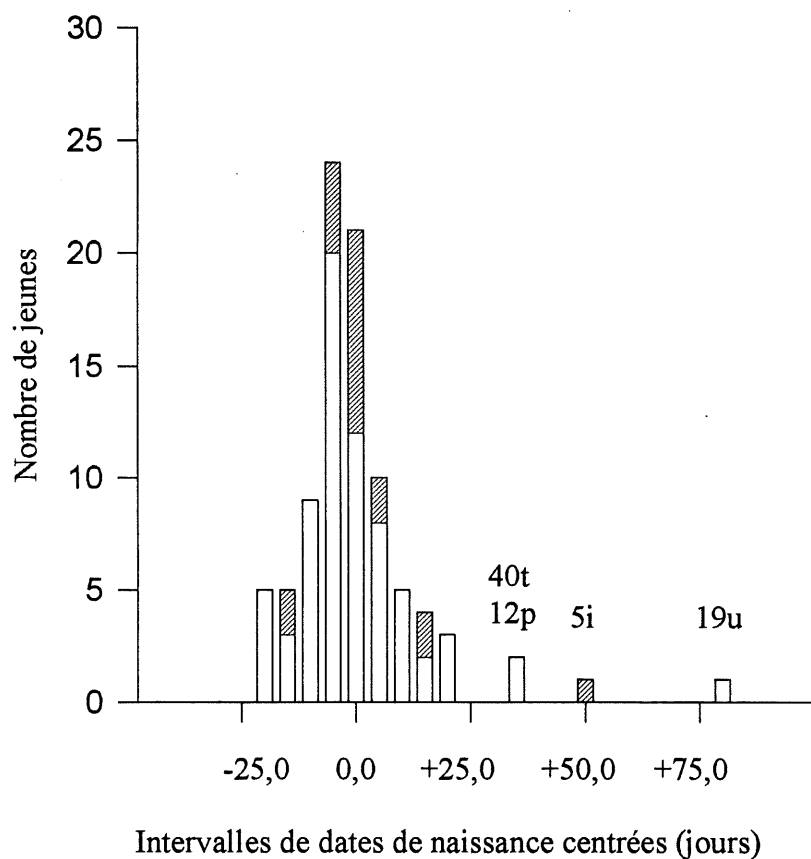


Figure 5.2 Distribution des fréquences des dates de naissance centrées pour 1992, 1994 et 1995. Ces données représentent les jeunes (agneaux, agnelles et jeunes de sexe inconnu) nés de brebis âgées de 6 à 10 ans (colonnes blanches) et ceux nés de brebis âgées de 11 ans et plus (colonnes rayées). Les intervalles de classes de l'histogramme sont de 5 jours; l'abscisse représente les moyennes d'intervalles à toutes les 5 classes. Les brebis 40t, 12p, 5i et 19u avaient les mises bas les plus tardives.

différences inter-annuelles dans les dates de mise bas, qui auraient pu masquer des différences associées aux individus. Il n'a pas été nécessaire d'effectuer une transformation des données centrées pour corriger l'asymétrie de la courbe, causée par les 2 dates de naissance les plus tardives (Figure 5.2). La date de mise bas associée à la brebis 19u, âgée de 6 ans en 1995, est exclue des analyses départageant les jeunes selon leur sexe et leur masse corporelle, car son jeune n'avait pas été capturé avant la fin de l'été et son sexe n'était pas connu. La deuxième mise bas la plus tardive fut associée à la brebis 5i, âgée de 15 ans en 1992 et qui donna naissance à une agnelle (Figures 5.1 A et 5.2). Cette donnée est exclue des analyses de régressions lorsqu'elle est située à plus de 3 écarts-types de la valeur prédite. En excluant ces deux données, la courbe des naissances centrées suit une distribution normale.

Quant aux analyses de la masse des jeunes au sevrage, de leur taux de croissance estival et de leur survie en fonction de leur date de naissance, une transformation logarithmique (\log_{10}) des dates de naissance a été effectuée pour diminuer l'effet bimodal de la distribution des données. Il importait, pour ces analyses, de conserver l'effet du décalage temporel des naissances par rapport aux événements environnementaux, tels que la croissance de la végétation. Avant d'effectuer la transformation, les dates de naissance ont dû être recodées dans l'ensemble des valeurs positives. Puisque la date de naissance la plus précoce était le 18 mai (codée -6 au départ), cette date a été codée 1 et une valeur de 7 a été ajoutée au reste de l'échantillon de dates de naissance.

5.2.2.2 Masses des brebis et des jeunes

La masse corporelle des brebis et celle de leurs jeunes ont été ajustées tel que décrit aux sections 2.4.1 et 2.4.2 respectivement. La masse corporelle des brebis l'automne précédent a été intégrée aux analyses, car cette variable était susceptible de prédire l'effet de la

condition des brebis sur leur cycle d'oestrus (la période du rut survient en novembre) et sur la date de mise bas l'année suivante.

5.2.2.3 Âge des brebis

Les ANOVA ont départagé le facteur "âge" en deux catégories: les brebis âgées de 6 à 10 ans et celles de 11 ans et plus, en fonction des résultats du chapitre 3.

5.2.2.4 Test post-hoc

Le test Tukey post-hoc utilisé pour départager les moyennes dans l'interaction significative de la section 5.3.3 est celui que Zar (1984, p. 226). Bien que le test Tukey ait été utilisé dans le contexte d'une ANOVA à 3 facteurs, l'interaction n'existait qu'entre 2 facteurs et les comparaisons multiples ne se faisaient qu'entre 2 facteurs.

5.3 RÉSULTATS

5.3.1 Masse des jeunes au sevrage et taux de croissance estival en fonction de la date de naissance et de l'âge maternel

La relation entre la masse des jeunes au sevrage et la date de mise bas était négative ($F_{1,36} = 23,34$, $P < 0,0001$, $r^2 = 0,393$), donc plus les jeunes étaient nés tard pendant l'été, plus leur masse corporelle était faible au mois de septembre. Cette relation était maintenue après le partage de l'échantillon en fonction des agneaux ($F_{1,13} = 9,74$, $P = 0,0081$, $r^2 = 0,428$) (Figure 5.3 A) et des agnelles ($F_{1,21} = 10,77$, $P = 0,0036$, $r^2 = 0,339$) (Figure 5.3 B). L'incorporation de l'âge maternel dans la régression n'a pas modifié ces relations, ni lorsque tous les jeunes étaient groupés ensemble (Tableau 5.1 A), ni lorsque les agnelles étaient analysées séparément (Tableau 5.1 B). L'incorporation de l'âge maternel dans le

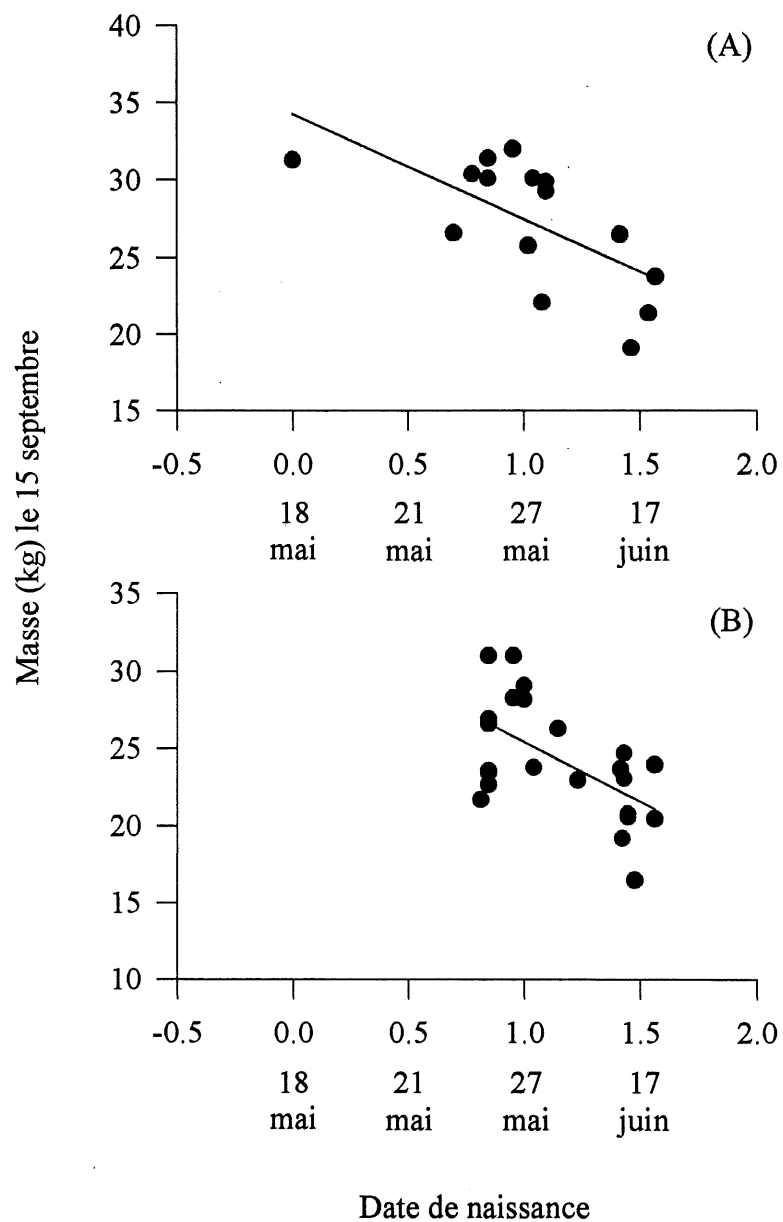


Figure 5.3 Masse des agneaux (A) et des agnelles (B), ajustée au 15 septembre, en fonction de leur date de naissance. L'abscisse supérieure représente les valeurs transformées (\log_{10}) des dates de naissance, l'abscisse inférieure représente les dates de naissance ramenées à leurs valeurs originales.

Tableau 5.1 Régressions multiples de la masse des jeunes au sevrage en fonction de leur date de naissance et de l'âge maternel, pour les années 1992, 1994 et 1995. Ces analyses ne considèrent que les jeunes dont la mère était âgée d'au moins 6 ans.

Facteur	<i>t</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>	<i>r</i> <i>partiel</i>
A - Tous les jeunes				
Date de naissance	-3,63	1,34	0,0009*	-0,523
Âge maternel	-1,55		0,13	
B - Agnelles seulement				
Date de naissance	-2,48	1,21	0,022*	-0,497
Âge maternel	0,92		0,37	
C - Agneaux seulement				
Date de naissance	-2,17	1,13	0,051(*)	-0,506
Âge maternel	-1,32		0,21	

modèle de régression des agneaux a toutefois fortement diminué la relation entre la date de naissance et la masse au sevrage, qui s'est trouvée à la limite du seuil de rejet de l'hypothèse nulle (Tableau 5.1 C).

Le taux de croissance des jeunes pendant l'été était indépendant de la date de naissance ($F_{1,34} = 1,12$, $P = 0,30$). Ni le partage de l'échantillon en fonction du sexe du jeune ni l'incorporation de l'âge maternel dans la régression n'ont changé ce résultat (tous les $P > 0,05$).

5.3.2 Dates de naissance en fonction de l'âge maternel et de la masse maternelle l'automne précédent

Une régression multiple a testé les dates de mise bas centrées, en fonction de l'âge des brebis et de leur masse corporelle le 15 septembre précédent. La première analyse a révélé une relation positive entre la date de mise bas et l'âge des brebis, tandis que la relation entre la date de mise bas et la masse corporelle était négative (Tableau 5.2 A). Une analyse de résidus a toutefois ciblé une donnée particulière située à plus de 3 écarts-types (définie comme valeur aberrante) de la valeur prédite pour la régression. Cette donnée était associée à la brebis 5i, âgée de 15 ans en 1992 et qui avait donné naissance à une agnelle le 2 août (Figures 5.1 A et 5.2). Après le retrait de cette donnée, la relation entre la date de naissance et l'âge n'était plus significative, alors que celle qui existait entre la date de naissance et la masse corporelle l'automne précédent était maintenue (Tableau 5.2 B). Ainsi, indépendamment de l'âge, les brebis les plus lourdes mettent bas plus tôt dans l'année et l'inverse est vrai pour les brebis légères.

Afin d'obtenir un point de comparaison direct avec les résultats des chapitres 3 et 4, un test- t pour données indépendantes a vérifié la relation entre la date de mise bas (centrée) et les catégories d'âge maternel. Il n'a pas révélé de différence entre les brebis âgées de 6 à

Tableau 5.2 Régressions multiples des dates de mise bas en fonction de l'âge des brebis et de leur masse corporelle l'automne précédent, pour les années 1992, 1994 et 1995. Ces analyses ne considèrent que les brebis âgées d'au moins 6 ans.

Facteur	<i>t</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>	<i>r</i> <i>partiel</i>
A - Toutes les brebis				
Âge	2,53	1,71	0,014*	0,285
Masse automne précédent	-3,29	1,71	0,0016*	-0,371
B - Sans la brebis Si en 1992				
Âge	1,41		0,162	
Masse automne précédent	-3,04	1,70	0,0033*	-0,357

10 ans (date moyenne de mise bas = $-0,2 \pm 15,0$ jours, $n = 69$) et les brebis âgées d'au moins 11 ans (moyenne = $0,7 \pm 13,1$ jours, $n = 21$) ($t_{88} = 0,26$, $P = 0,79$), même lorsque les échantillons étaient départagés en fonction du sexe du jeune (Tableau 5.3; voir aussi Figure 5.1). Ces résultats sont particulièrement importants pour le chapitre 4, où il avait été démontré que la masse corporelle des agneaux nés de vieilles brebis était inférieure à celle des agneaux nés de brebis âgées de 6 à 10 ans. La plus petite masse au sevrage des agneaux nés de vieilles brebis n'est donc pas due à une naissance plus tardive.

5.3.3 Date de mise bas en fonction du succès reproducteur antérieur

Une ANOVA a été utilisée pour tester la relation entre la reproduction antérieure et la date de mise bas (centrée) en présence des facteurs "âge maternel" et "sexe du jeune". Ces deux derniers facteurs n'avaient toujours pas d'effets sur la date de mise bas, mais les brebis qui avaient élevé un jeune jusqu'au sevrage l'été précédent avaient une date de mise bas qui était en moyenne 7 jours plus tardive (date moyenne de mise bas = $2,8 \pm 14,0$, $n = 38$) que celles n'ayant pas sevré de jeune (moyenne = $-4,6 \pm 8,2$, $n = 43$) ($F_{1,73} = 5,48$, $P = 0,022$). Ainsi, les coûts associés à la lactation et au sevrage d'un jeune se manifestent par une mise bas subséquente qui est plus tardive, indépendamment de l'âge des brebis.

Chez le mouflon d'Amérique, le sevrage d'un agneau, comparativement au sevrage d'une agnelle, entraîne une diminution du succès reproducteur ultérieur. Le sexe du jeune sevré l'année précédente a donc été inclus dans une ANOVA, en présence des facteurs "âge maternel" et "sexe du jeune actuel". Le seul résultat significatif, parmi tous les effets de facteurs isolés et d'interactions à deux et trois niveaux, fut l'interaction entre le sexe du jeune actuel et le sexe du jeune sevré l'année précédente ($F_{1,26} = 5,02$, $P = 0,034$) (Tableau 5.4). Un test post-hoc Tukey n'a cependant pas réussi à départager les moyennes. L'interprétation de ce résultat peut toutefois être effectuée en fonction des amplitudes relatives entre les moyennes (Sokal et Rohlf, 1981) qui, dans ce cas-ci, sont inversées

Tableau 5.3 Moyenne (\pm 1 écart-type) des dates de naissance centrées, en fonction du sexe du jeune et de l'âge des brebis, pour les années 1992, 1994 et 1995.

Âge maternel	sexe du jeune	date de naissance moyenne		<i>n</i>	<i>t</i>	<i>dl</i>	<i>P</i>
6 à 10 ans	M	-2,5	\pm 12,1	26	0,99	31	0,330
11 ans +	M	2,2	\pm 6,3	7			
6 à 10 ans	F	-1,5	\pm 10,8	37	0,69	46	0,496
11 ans +	F	1,4	\pm 17,0	11			

Tableau 5.4 Moyenne (\pm 1 écart-type) des dates de naissance centrées des jeunes sevrés (année 2) en fonction du sexe du jeune sevré l'année précédente (année 1), pour les années 1992, 1994 et 1995 (les tailles d'échantillons apparaissent entre parenthèses).

Sexe du jeune année 1	Sexe du jeune année 2	
	Agneau	Agnelle
Agneau	7,1 \pm 8,8 (7)	-2,3 \pm 7,9 (10)
Agnelle	-5,8 \pm 9,8 (6)	5,9 \pm 19,3 (11)

(Tableau 5.4). Tel que prévu par la théorie des coûts différentiels (Maynard Smith, 1980), les dates de naissance des agneaux étaient plus précoces lorsqu'ils étaient nés après une agnelle qu'après un agneau. En revanche, contrairement aux prévisions théoriques, les agnelles nées après une soeur naissaient plus tard que celles nées après un frère. L'interaction démontre donc un patron qui, dans le contexte des coûts différentiels entre agneaux et agnelles, semble contradictoire. Ces résultats n'ont pu être attribués à des différences en masse corporelle des brebis l'automne précédent (ANOVA, tous les $P > 0,05$).

5.3.4 Survie des jeunes

Une régression logistique a testé les effets de l'âge maternel, de la date de naissance et du sexe du jeune sur la survie des jeunes jusqu'au sevrage. L'année a également été incluse comme variable catégorique, puisque des facteurs environnementaux auraient pu causer le retard des mises bas de 1992 et 1994 et ainsi affecter la survie des jeunes, indépendamment de la variation intra-annuelle des dates de mises bas. La régression logistique était significative (régression: $X^2 = 19,35$, $df = 5$, $P = 0,0017$), mais seul le facteur "année" avait une influence significative sur la survie des jeunes jusqu'au sevrage: en utilisant 1992 comme variable de référence, les comparaisons avec 1994 ont révélé une meilleure survie des jeunes en 1994 qu'en 1992 (coefficient de régression partielle $R = 0,185$, $P = 0,044$), ainsi qu'une meilleure survie des jeunes en 1995 qu'en 1992 (coefficient de régression partielle $R = 0,301$, $P = 0,009$). L'âge maternel avait un effet presque significatif (coefficient de régression partielle $R = 0,156$, $P = 0,063$), indiquant que pour cet échantillon de brebis, la survie des jeunes au sevrage avait tendance à augmenter en fonction de l'âge des brebis. La régression logistique a été reprise en éliminant le facteur "année". Aucun des trois autres facteurs (date de naissance, âge maternel et sexe du jeune) n'avait d'effet significatif sur la survie des jeunes jusqu'au sevrage (tous les $P > 0,1$).

Ces mêmes analyses ont été répétées pour la survie jusqu'à l'âge d'un an. Lorsque l'âge maternel, la date de naissance et le sexe du jeune (variable catégorique) étaient testés en présence du facteur année (variable catégorique), aucun de ces facteurs n'avait d'effet significatif (tous les $P > 0,1$). Lorsque le facteur année était retiré de l'équation, le modèle logistique est devenu significatif (régression: $X^2 = 8,91$, $df = 3$, $P = 0,030$), l'effet de la date de naissance devenait significatif (coefficient de régression partielle $R = -0,172$, $P = 0,023$) alors que l'âge maternel et le sexe du jeune n'avaient toujours pas d'effet (les deux $P > 0,1$). Ces résultats démontrent que la date de naissance a un effet très marqué sur la survie des jeunes jusqu'à l'âge d'un an. Le coefficient négatif de régression partielle indique que la survie jusqu'à l'âge d'un an est élevée chez les jeunes nés tôt et qu'elle diminue lorsque la date de naissance est tardive, indépendamment de l'âge maternel et du sexe du jeune.

5.4 DISCUSSION

Les résultats de ce chapitre ont démontré que dans la population de mouflons de Ram Mountain, des facteurs environnementaux (associés à des variations inter-annuelles) peuvent influencer le succès au sevrage. La saison de mise bas a été retardée de 2 semaines en 1992 et en 1994, par rapport à 1995. Cette dernière année était représentative du synchronisme saisonnier habituel pour cette population, cadrant dans la norme des populations de mouflons en Alberta (Festa-Bianchet, 1988a). En 1992 et en 1994, des facteurs climatiques ont fort probablement causé la diminution marquée de la survie des jeunes jusqu'au sevrage, car les variations inter-individuelles parmi les dates de mise bas n'ont pas eu d'effet sur la survie jusqu'au sevrage. La date de mise bas exerçait toutefois une forte influence sur la masse corporelle des jeunes au sevrage et dans la population de Ram Mountain, la masse au sevrage est un facteur déterminant de la survie hivernale des jeunes (Festa-Bianchet *et al.*, sous presse). Les résultats de ce chapitre ont également confirmé l'existence d'une relation négative entre la date de naissance et la survie jusqu'à

un an. Ainsi, dans cette population, les facteurs environnementaux auraient un effet immédiat sur la survie des jeunes jusqu'au sevrage, ainsi qu'un effet à plus long terme (survie jusqu'à un an).

Les variations individuelles dans les dates de mise bas peuvent être attribuées en partie à la masse corporelle des brebis et aux coûts de la reproduction. La masse des brebis à l'automne, avant la période d'accouplement, explique 12 % de la variation au niveau des dates de naissance le printemps suivant: les brebis les plus lourdes mettent bas plus tôt comparativement aux brebis plus légères. Les coûts de la lactation se sont manifestés par un retardement de la mise bas subséquente: les brebis ayant sevré un jeune mettaient bas en moyenne 7 jours plus tard le printemps suivant, comparativement aux brebis n'ayant pas sevré de jeune. L'âge des brebis n'a toutefois pas été un facteur déterminant dans les variations de dates de mise bas.

Les résultats de ce chapitre ont établi que plus les jeunes étaient nés tôt dans l'été, plus leur masse corporelle était importante au sevrage et plus leur survie jusqu'à un an était bonne. Une période de lactation plus longue et la possibilité d'exploiter une végétation de meilleure qualité pendant plus longtemps (et pour la mère et pour le jeune) seraient les facteurs proximaux pouvant expliquer ce résultat. Puisque la masse au sevrage des jeunes de Ram Mountain reflète leur potentiel de survie jusqu'à un an, les brebis auraient donc avantage à donner naissance tôt dans l'année afin d'assurer la survie hivernale de leur jeune.

5.4.1 Variations inter-annuelles

Des facteurs environnementaux, telles que des conditions climatiques difficiles, auraient pu intervenir dans le retardement du pic des naissances en 1992 et en 1994. D'après certaines études, des températures clémentes et une diminution des précipitations pendant

le dernier trimestre de gestation peuvent, chez les ongulés à reproduction saisonnière, contribuer à une augmentation de la qualité des nouveaux-nés (Albon, *et al.*, 1987; Gaillard *et al.*, 1993b). En revanche, les intempéries sont des sources potentielles de stress physiologique, facteur pouvant contribuer au retardement de la mise bas (Deforge, 1976). Chez le mouflon de Dall *Ovis dalli* et chez le bison d'Amérique, la saison de mise bas est retardée lorsqu'une tempête de neige survient pendant la semaine où, normalement, ont lieu la plupart des naissances (Rachlow et Bowyer, 1991; Green et Rothstein, 1993b). De tels facteurs climatiques auraient pu intervenir dans la population de Ram Mountain en 1992 et en 1994, alors que les débuts de saisons de terrain avaient été retardés par des intempéries (Bérubé, observ. pers.). Ainsi, les brebis auraient pu subir un prolongement de gestation, possiblement à cause d'un stress physiologique associé aux intempéries.

La survie des jeunes jusqu'au sevrage en 1992 et en 1994 était compromise par rapport à celle de 1995. Le retardement de 2 semaines des mises bas en 1992 et en 1994 (par rapport à 1995) aurait donc également pu être amplifié par un effet de densité de population (Grubb, 1974; Skogland, 1983; Festa-Bianchet, 1988a). La densité maximale de brebis dans la population de Ram Mountain fut atteinte en 1992 (Figure 2.1) et un effet à retardement sur la survie des jeunes au sevrage aurait pu persister jusqu'en 1994 (Clutton-Brock *et al.*, 1992). Cette diminution de la survie pourrait être expliquée en terme d'une réduction de la quantité et de la qualité de la végétation des pâturages, ainsi qu'en terme d'une moins bonne condition des brebis en général (Festa-Bianchet *et al.*, en prép.). Ces explications seraient les plus plausibles en ce qui a trait aux différences inter-annuelles dans la survie des jeunes. Un retard de 2 semaines dans les naissances, par rapport à la croissance de la végétation, n'est pas négligeable pour leur survie (Festa-Bianchet, 1988a, 1988d).

5.4.2 Facteurs intrinsèques maternels

En plus de facteurs environnementaux agissant sur l'ajustement saisonnier des mises bas, des variations inter-individuelles en masse corporelle affectent également la date de mise bas chez les brebis. L'avantage d'une plus grande masse corporelle à l'automne se traduit par une mise bas plus hâtive le printemps suivant. Une meilleure condition corporelle est associée à des conceptions hâtives chez plusieurs espèces (Verme, 1965). Si les effets d'une bonne condition persistent pendant l'hiver, il est également possible qu'elle contribue à de meilleures chances de survie néonatale lorsque les conditions environnementales sont difficiles à la fin du printemps et que les femelles doivent dépendre de réserves endogènes pour subvenir aux coûts énergétiques du début de la lactation (Tyler, 1987). Une bonne condition corporelle présente ainsi des avantages en terme de capacité de palier aux exigences énergétiques de la reproduction. Puisque la masse des brebis influence leur date de mise bas, elle devrait refléter jusqu'à un certain point leur condition corporelle.

La plupart des hypothèses expliquant le synchronisme saisonnier des mises bas l'attribuent à une synchronisation des cycles d'ovulation, pendant la période d'accouplement. La condition corporelle pourrait toutefois jouer un rôle au niveau de l'ajustement de la date de mise bas au printemps. Chez les bisons, il existe un phénomène de régulation sociale: les femelles en bonne condition qui ont conçu tard pendant la saison d'accouplement réussissent à raccourcir la durée de leur gestation, afin de mettre bas pendant le pic des naissances le printemps suivant (Berger, 1992). Ce phénomène n'existe pas chez les femelles en mauvaise condition et les mécanismes intervenant au niveau de la régulation sociale sont mal connus. La régulation sociale pourrait également intervenir dans le retardement de la mise bas face à des conditions climatiques difficiles. Green et Rothstein (1993b) ont postulé que le retardement des naissances après des intempéries pourrait être associé à l'attente de conditions environnementales plus favorables (Green et Rothstein, 1993b). Puisque la période d'accouplement ne peut être observée dans la population de Ram Mountain et que les mises bas ont lieu en terrains inaccessibles, les variations individuelles dans la durée de la période gestation ne peuvent être estimées. L'hypothèse

de l'interaction entre la condition corporelle et la régulation sociale ne peut donc pas être testée dans cette population.

Il n'a pas été possible d'attribuer un rôle à l'âge maternel dans la détermination de la chronologie des naissances. Il n'existe donc pas de différences évidentes entre les dates de mise bas des brebis âgées de 6 à 10 ans et celles des vieilles brebis (11 ans et plus). La relation quadratique entre la masse et l'âge chez les brebis (chapitre 3) sous-tend que les vieilles brebis subissent une perte de condition corporelle. Il avait également été démontré que les brebis qui vivent plus longtemps étaient plus lourdes lorsque jeunes. Quand l'âge est considéré simultanément avec la masse corporelle, ce n'est que cette dernière variable qui influence les dates de mise bas. Ainsi, la perte de masse corporelle ne démarque pas les vieilles brebis des brebis plus jeunes. Indépendamment de l'âge, ce ne sont que les brebis les plus lourdes qui mettent bas le plus tôt dans l'année.

Chez les ongulés à reproduction saisonnière, la courbe de distribution des naissances est asymétrique à droite, avec plus de naissances tardives que de naissances précoces (p. ex. Bunnell, 1980, 1982; Festa-Bianchet, 1988a; Gaillard *et al.*, 1993a; Green et Rothstein, 1993b). La survie des jeunes est normalement supérieure s'ils sont nés pendant le pic des naissances et elle est inférieure s'ils sont nés plus tard (Festa-Bianchet, 1988a). La distribution des naissances de Ram Mountain, étudiée dans le contexte de ce travail, ne concerne que les brebis dont le jeune a survécu assez longtemps pour qu'il puisse être recensé (au moins 3 jours, dans la majorité des cas). Puisqu'il est impossible d'estimer les dates de mises bas pour les brebis qui perdent leurs jeunes pendant la phase néonatale, il n'a pas été possible, non plus, de comparer la masse des brebis qui avaient des jeunes morts à la naissance à celle des brebis qui avaient des jeunes ayant survécu à la phase néonatale. Une hypothèse à tester prévoit que, tôt pendant la saison des mises bas, les brebis dont les jeunes sont morts peu après la naissance sont plus légères que celles dont les jeunes survivent à la phase néonatale.

5.4.3 Coûts de la reproduction

La date de mise bas est indicatrice des coûts associés à la reproduction antérieure: l'année suivant le sevrage d'un jeune, les brebis ont mis bas en moyenne une semaine plus tard que celles qui n'avaient pas sevré de jeune. Ce résultat s'apparente à ceux qui ont été obtenus chez les biches du cerf élaphe (Guinness *et al.*, 1978b). Tel que démontré dans ce chapitre, un retard de la mise bas entraîne une diminution de sa masse des jeunes au sevrage (voir aussi Clutton-Brock *et al.*, 1987), ce qui peut affecter leur survie jusqu'à un an. Certaines études ont également associé les coûts des mises bas tardives à un retard du cycle ovulatoire maternel l'automne suivant (Green et Rothstein, 1993a).

5.4.4 Coûts différentiels en fonction du sexe du jeune

Chez le mouton domestique *Ovis aries*, plus d'agneaux que d'agnelles sont nés pendant la première moitié de la période de mises bas, alors que pendant la deuxième moitié, ce sont les agnelles qui prédominent (Kent, 1992, 1995). Ce phénomène a également été documenté dans d'autres études (Coulson et Hickling, 1961; Stirling, 1971). Selon l'hypothèse de Trivers et Willard (1973), chez les espèces où la taille corporelle des mâles adultes est importante pour leur succès reproducteur, une naissance précoce permettrait de maximiser la croissance des agneaux, grâce à une exploitation maximale, par la mère et l'agneau, de la période de croissance végétative. Les résultats de la présente étude n'ont toutefois pas révélé de différence entre la date de naissance des agneaux et celle des agnelles, lorsque les analyses étaient effectuées uniquement en fonction du sexe du jeune de l'année en question.

Toutefois, il y avait une interaction entre le sexe du jeune et la date de mise bas ultérieure qui présentait un patron particulier. Chez le cerf élaphe (Clutton-Brock *et al.*, 1983) et

l'éléphant d'Afrique *Loxodonta africana* (Lee et Moss, 1986), comme chez certains mouflons (Hogg *et al.*, 1992), le sevrage d'un rejeun mâle impose des coûts supérieurs à la mère comparativement au sevrage d'une femelle. Ces coûts apparaissent à travers un retard dans le retour de l'oestrus. Dans la population de Ram Mountain, le sevrage d'un agneau diminue la survie du jeune né l'année suivante (Bérubé *et al.*, 1996). Ainsi, il était prévu que le retard de la mise bas après le sevrage d'un agneau soit plus prononcé que celui causé par le sevrage d'une agnelle. Lorsque le sexe du jeune était analysé seul, aucune différence n'est apparue dans la date de mise bas subséquente. Toutefois, lorsque le sexe des jeunes nés durant deux années consécutives était considéré simultanément, il s'ensuit que les agneaux nés après une frère avaient une date de naissance plus tardive que ceux nés après une soeur (tel que prévu); en revanche, les agnelles nées après une soeur naissaient plus tard que celles nées après un frère (contrairement aux prévisions). Ainsi, le patron de naissances des agnelles, en fonction du sexe du jeune sevré l'automne précédent, est contraire aux hypothèses de la théorie des coûts différentiels selon le sexe du jeune (Maynard Smith, 1980). Chez le cerf élaphe, les biches qui sèvrant des jeunes de petite taille subissent un retard de mise bas l'année suivante (Clutton-Brock *et al.*, 1983), ce qui, comme les résultats de ce chapitre, est contraire aux prédictions des théories sur les coûts de la reproduction. Un indice utile dans l'interprétation des résultats du Tableau 5.4 est l'écart-type de la séquence agnelle-agnelle, qui est plus de 2 fois supérieur à celui des trois autres catégories. Cette grande variabilité dans les dates de naissances de la séquence agnelle-agnelle sous-tend qu'il pourrait exister deux sous-échantillons dans cette catégorie: les brebis qui mettent bas le plus tôt dans toute la population et celles qui mettent bas le plus tard dans toute la population. Les analyses subséquentes n'ont pu attribuer cette variation à l'âge des brebis ni à des valeurs de masse maternelle. Il est possible qu'un coefficient de régression de 12 % entre la masse corporelle à l'automne et la date de mise bas subséquente ne puisse détecter de différences en condition maternelle en fonction des séquences de sexes des jeunes. Il est également possible que l'échantillon de dates de naissances ne soit pas suffisant pour pouvoir démontrer de différences significatives

lorsqu'il est partagé simultanément entre plusieurs sous-catégories de facteurs (sexe du jeune, âge maternel, masse maternelle).

Dans la population de Ram Mountain, il se peut que la stratégie de reproduction varie en fonction des effets cumulatifs de reproduction et que, face à une conception très tardive, la production d'un jeune du sexe qui est le moins coûteux soit optimale (Trivers et Willard, 1973). Mise à part l'option d'une année sèche, la production d'une séquence agnelle-agnelle offrirait de meilleures possibilités de succès avec un minimum d'investissement. Il importe de noter que nous ne connaissons que le sexe des jeunes qui survivent plus longtemps que la phase néonatale. Il est possible que les brebis qui conçoivent très tard produisent également des agneaux, mais que ceux-ci subissent un taux de mortalité néonatale supérieur. La masse corporelle a un effet à long terme sur le succès reproducteur des brebis (chapitre 3): celles qui sont plus lourdes lorsqu'elles sont jeunes vivent plus longtemps et ont un succès reproducteur total supérieur. Chez les mâles, ceux qui sont sevrés plus tôt sont plus petits à l'âge adulte (Festa-Bianchet *et al.*, 1994), ce qui peut contribuer à une diminution de succès reproducteur (Hogg, 1984, 1988). Cependant, des estimations de variations en succès reproducteur total entre les mâles et les femelles d'espèces polygynes confèrent un meilleur succès reproducteur total aux petites femelles qu'aux petits mâles (Trivers et Willard, 1973; Clutton-Brock, 1988). Dans le contexte d'une mise bas tardive, il serait ainsi d'autant plus avantageux de produire une agnelle qu'un agneau.

Loudon *et al.* (1983) ont démontré que la fréquence d'allaitement d'un jeune pendant l'été pouvait exercer une plus grande influence sur le cycle d'oestrus maternel subséquent que la condition maternelle. Ils ont établi que les biches du cerf élaphe qui allaitent souvent leurs jeunes subissent un retard d'ovulation l'automne suivant comparativement aux femelles qui allaitent à des fréquences inférieures, même en l'absence de différences en condition maternelle. Chez les espèces à dimorphisme sexuel, les mâles ont parfois des

fréquences de tétées plus élevées (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Lee et Moss, 1986; Trillmich, 1986). De même, la fréquence de tétées est supérieure chez les mouflons de Corse (Réale et Boussès, 1995) et chez les moutons de Soay (Robertson *et al.*, 1992) soumis à des conditions de forte densité de population, alors que la condition corporelle maternelle est affaiblie. Chez les mouflons d'Amérique, la fréquence des tétées en fonction du sexe du jeune n'est pas connue. S'il existait un allaitement différentiel en terme de la fréquence de tétées, en fonction du sexe du jeune et de la condition maternelle, ceci pourrait expliquer l'absence d'une relation entre la date de mise bas et la masse maternelle lorsque les séquences consécutives du sexe des jeunes sont considérées.

Dans la population de Ram Mountain, ce sont les vieilles brebis qui produisent le plus d'agnelles (chapitre 4), donc qui auraient la plus grande probabilité de produire des agnelles deux années de suite. Green et Rothstein (1993a) ont rapporté que chez les bisons, le dernier jeune des vieilles femelles naissait particulièrement tard. Si ce phénomène existe également à Ram Mountain, il pourrait contribuer en partie au grand écart-type des dates de naissances pour la séquence agnelle-agnelle.

5.4.5 Croissance compensatrice

La croissance compensatrice des ongulés peut se manifester chez des individus qui ont été mal nourris pendant leur phase de croissance juvénile. Chez des adultes, elle se produit pendant leur phase d'accumulation de masse estivale suite à une perte de masse importante pendant l'hiver (Kojola, 1993). Après une période de croissance faible où leur masse corporelle est inférieure à celle d'individus bien nourris, les mal nourris exploitent au maximum les pâturages pendant la période de croissance de la végétation. Chez le wapiti gardé en captivité, la croissance compensatrice est marquée par l'ingestion d'une plus grande biomasse de végétation, indépendamment de son contenu protéique (Watkins *et al.*, 1991; Wairimu *et al.*, 1992). La croissance compensatrice est commune chez les

ongulés gardés en captivité, mais elle n'existe pas nécessairement chez les ongulés sauvages où les conditions hivernales ne permettent pas aux petits individus, avec peu de réserves corporelles, de survivre jusqu'au printemps suivant. Une étude du mouflon de Californie (*Ovis canadensis californiana*) a documenté la survie d'un jeune né pendant l'automne, dans une population où les mises bas surviennent entre les mois d'avril et juin (McCoy *et al.*, 1995). Les auteurs attribuent la survie du jeune à des conditions climatiques hivernales tempérées, à la présence de végétation pendant les mois suivant sa naissance et à l'expérience maternelle de la brebis. Les conditions climatiques dans la région de Ram Mountain ainsi que le manque de végétation de bonne qualité pendant l'hiver rendent très difficile la survie des jeunes nés tard ou à l'extérieur des périodes de naissances. Il existe peu de possibilités pour que les jeunes nés tard et qui sont petits au sevrage puissent compenser, à l'âge d'un an, pour une croissance précoce inférieure l'année précédente. Cette situation ne surviendrait vraisemblablement que pendant des années où le climat hivernal est particulièrement doux, permettant aux petits agneaux de survivre jusqu'au printemps suivant.

Les résultats n'ont pas démontré de différences dans le taux de croissance des jeunes en fonction de leur date de naissance, comme chez d'autres espèces (Gaillard *et al.*, 1993b). L'hypothèse d'une croissance compensatrice estivale pour les jeunes nés tard n'est donc pas soutenue. Il arrive cependant qu'une date de naissance tardive puisse entraîner une *diminution* du taux de croissance des jeunes (Cooch *et al.*, 1991). Festa-Bianchet (1988d) avait documenté, pour la population de mouflons de Sheep River, une diminution de la durée des tétées à partir de l'âge d'un mois pour les jeunes qui étaient nés tard, alors que pour les jeunes nés plus tôt, elle apparaissait plus tard pendant la période de lactation. Cette diminution précoce de la durée des tétées chez les brebis ayant mis bas tard fut attribuée au décalage de la période de lactation par rapport à la croissance de la végétation (Festa-Bianchet, 1988a). Ces brebis et leurs jeunes ne pouvaient exploiter la végétation de bonne qualité que pendant les premières semaines de la lactation, alors que la période

d'exploitation de la végétation était plus longue pour ceux qui étaient nés plus tôt. Le taux de croissance des jeunes nés tard pourrait donc diminuer à partir du moment où l'apport maternel associé à la lactation diminue, alors que leur capacité d'exploiter la végétation n'est pas aussi développée que celle des jeunes nés plus tôt. Le taux de croissance des jeunes nés tard pourrait tout aussi bien diminuer à partir de la fin de la période de croissance de la végétation (mi-juillet, Festa-Bianchet, 1988a). Les taux de croissance de Ram Mountain ne peuvent toutefois être calculés que sur l'ensemble de l'été et ne permettent pas de déceler des variations sur une échelle temporelle de quelques semaines. Donc, il n'est pas possible de comparer les taux de croissance des jeunes en début de lactation ou même pendant la période de croissance végétative aux taux de croissance (des jeunes) à la fin de l'été.

CHAPITRE 6

DISCUSSION GÉNÉRALE

Les objectifs de ce travail étaient de vérifier différentes théories sur les stratégies de reproduction à la fin du cycle reproducteur chez un mammifère à longue espérance de vie. Les résultats obtenus chez les brebis du mouflon d'Amérique ont permis de tester les théories de la sénescence reproductive et de l'effort de reproduction terminal, en plus d'établir les paramètres affectant leur mise bas. Cette recherche a également fait ressortir l'importance de délimiter les paramètres de qualité individuelle au niveau du potentiel de reproduction, en ce qui a trait aux études sur les coûts de la reproduction. Le fait que d'importants changements de densité de population aient pu être intégrés dans les analyses contribue grandement à la qualité de la présente étude, car la reproduction à la fin de la vie chez les grands mammifères est rarement considérée en fonction de paramètres environnementaux variables. Les différentes approches présentées dans ce document et les diverses variables qui ont pu être traitées ont permis de tester la fiabilité de plusieurs théories sur l'évolution de la reproduction en fonction de l'âge et d'élargir les connaissances sur les stratégies d'adaptation vitale des grands mammifères.

6.1 Synthèse des résultats

La masse corporelle a un impact significatif sur le potentiel de reproduction et de longévité des brebis. Cette constatation sur la longévité est la première à être enregistrée pour un mammifère à longue espérance de vie. Ainsi, une importante masse corporelle au début de la vie est associée à un meilleur potentiel de reproduction au début de la vie, un meilleur potentiel de longévité et, finalement, un meilleur succès reproducteur total. Le meilleur potentiel de reproduction au début de la vie chez les brebis qui ont vécu au moins 11 ans, comparativement à celles qui sont mortes avant 11 ans, est apparu à la lumière de

deux comparaisons: d'abord, les brebis à longévité importante produisaient plus de jeunes avant l'âge de 8 ans et ensuite, ce plus grand nombre de jeunes produits se traduisait par une plus grande proportion d'agneaux sevrés (qui sont plus coûteux que les agnelles). L'existence de sous-échantillons phénotypiques dans une population occasionne une hétérogénéité dans le potentiel de reproduction et dans l'expression des coûts de la reproduction. Chez les brebis du mouflon d'Amérique, la masse corporelle présente une série de corrélations avec des composantes du succès reproducteur, corrélations qui sont très importantes et qui doivent être prises en considération dans des études de stratégies de reproduction.

La sénescence s'est manifestée par une perte de masse corporelle chez les brebis de 11 ans et plus et par diminution de la production de jeunes chez les brebis de 14 ans et plus. Chez les brebis sénescences qui mettaient bas, le succès au sevrage était toutefois indépendant de l'âge maternel. Contrairement aux prédictions théoriques, ce maintien du succès au sevrage n'était pas indicateur d'une augmentation de l'effort de reproduction à la fin de la vie: chez les brebis sénescences, leur effort de lactation était inférieur, si elles avaient des agneaux, à celui des brebis d'âge moyen avec des agneaux. Ainsi, la masse des agneaux au sevrage et leur croissance diminuaient en fonction de l'âge maternel, résultats qui sont appuyés par les analyses des dates de naissances. L'effort de reproduction accordé aux agnelles était toutefois indépendant de l'âge maternel. La diminution de l'effort de reproduction chez les vieilles brebis, mères d'agneaux était accompagnée d'une augmentation de la proportion d'agnelles sevrées par ces mêmes brebis. Puisque les agnelles sont moins coûteuses que les agneaux, la variation du rapport des sexes en fonction de l'âge pourrait expliquer le maintien du succès reproducteur chez les brebis sénescences. L'âge peut agir sur la condition corporelle et par conséquent sur le cycle d'oestrus, mais cette étude démontre que c'est la masse corporelle à l'automne qui influence la date de mise bas le printemps suivant, indépendamment de l'âge. Puisque les agneaux nés de vieilles brebis jouissent de la même durée d'exploitation de la végétation

que ceux des brebis de 6 à 10 ans, des facteurs intrinsèques aux brebis sénescences pourraient agir sur leur capacité d'investir pendant la lactation. La variabilité du succès reproducteur total entre les mâles et les femelles adultes favoriserait la production d'agnelles lorsque la condition maternelle est faible et il serait avantageux pour les vieilles brebis de produire plus d'agnelles à la fin de leur vie. Elles pourraient ainsi continuer à se reproduire sans beaucoup diminuer leur potentiel de reproduction ultérieur, puisque l'effort de reproduction pour les agnelles est moins exigeant.

Dans la population de Ram Mountain, même s'il y a une diminution de la capacité de production de jeunes, il existe toutefois des ajustements à plusieurs niveaux qui maintiennent le potentiel de reproduction chez celles qui réussissent à mettre bas: une diminution de l'effort de lactation à la fin de la vie si elles ont des agneaux (qui sont plus coûteux), une variation du rapport des sexes qui permet une plus grande production d'agnelles (qui sont moins coûteuses). Les corrélations positives entre la masse corporelle et la longévité pourraient être associées à une taille de portée limitée à un jeune: il est possible que la quantité d'énergie que les brebis à longévité importante consacrent à la reproduction soit inférieure à ce qu'elle ne le serait si la taille de la portée pouvait varier entre 1 et 3 jeunes, comme chez certains cervidés (Verme et Ozoga, 1981). Par conséquent, si les brebis avec un important potentiel d'investissement ne l'exploitent pas au maximum en n'élevant qu'un jeune à la fois, il est possible qu'elles aient par la suite une meilleure survie hivernale (donc une longévité importante) tout en réussissant à palier aux exigences énergétiques d'une importante masse corporelle. Un résultat à l'appui de cette hypothèse est que les brebis qui vivent longtemps se reproduisent bien tout au long de leur vie. Les coûts de la reproduction sont donc difficiles à déceler chez elles et il est également possible que celles qui vivent longtemps soient en mesure de compenser les dépenses énergétiques associées à la reproduction par leur alimentation. Par ailleurs, si la portée des mouflons est fixée à un jeune, les variations en succès reproducteur total parmi les brebis seraient associées à des différences dans la longévité et dans la capacité de

sevrer des jeunes. Ces caractéristiques appuieraient donc la possibilité d'une sélection favorisant une longévité importante chez les brebis.

6.2 Importance physiologique des différences en masse corporelle

Pour une même espèce, l'impact physiologique que représente une proportion de masse corporelle perdue peut dépendre de la taille de l'individu. Par exemple, chez les rennes, les mâles connaissent des fluctuations saisonnières de masse corporelle qui sont d'une amplitude supérieure à celles que subissent les femelles (variations saisonnières de $\pm 15\%$ par rapport à la masse corporelle moyenne pour les mâles, contrairement à $\pm 7\%$ pour les femelles) (Leader-Williams, 1988). Les rennes mâles ont toutefois une taille corporelle presque deux fois supérieure à celle des femelles (Leader-Williams, 1988), ce qui pourrait leur accorder une plus grande capacité d'absorber une perte de masse corporelle que les femelles. Chez les phoques gris *Halichoerus grypus*, les femelles les plus lourdes subissent une perte de masse plus rapide pendant la lactation, elles produisent plus de lait et sèvrer des jeunes qui sont plus lourds et plus gras, comparativement aux femelles qui sont plus légères (Iverson *et al.*, 1993). Chez cette espèce, les différences en réserves corporelles maternelles seraient reliées à la taille corporelle maternelle et expliqueraient certaines différences en succès reproducteur entre les femelles. Si la capacité d'absorber les fluctuations en masse corporelle peut varier ainsi en fonction de la taille corporelle chez les brebis, il est possible qu'une perte de masse corporelle (pendant l'hiver ou pendant la reproduction) soit plus difficile à absorber pour une brebis située à la marge inférieure de l'étendue de masse corporelle pour la population que ce ne le serait pour une autre située à la marge supérieure. Si les brebis plus lourdes sont plus aptes à absorber les fluctuations de réserves adipeuses, il est possible que ceci explique leur plus grand potentiel d'investissement énergétique au niveau de la reproduction et leur meilleur potentiel de longévité.

6.3 Héritabilité des phénotypes

Des prédictions concernant l'héritabilité de facteurs importants pour la valeur sélective ont été formulées pour les biches du cerf élaphe. Chez cette espèce, les génotypes qui sont associés à un meilleur succès reproducteur total sont également associés à une survie particulièrement faible au début de la vie (Pemberton *et al.*, 1991). Bien que les traits d'histoire de vie parmi les biches soient fortement héréditaires, l'héritabilité du succès reproducteur total est faible. Une étude sur les moucherolles a également rapporté une faible héritabilité de la taille de la couvée (Schluter et Gustafsson, 1993). Plusieurs études ont démontré autant d'effets positifs que négatifs de l'âge maternel sur la qualité des progénitures (Lamb, 1977; Roff, 1992; Stearns, 1992). Des prédictions sur l'héritabilité de la longévité n'ont toutefois pas encore été testées chez de grands mammifères qui vivent en liberté. Bien que la longévité semble avoir une composante héréditaire chez certaines espèces, l'âge maternel peut créer une corrélation négative entre la longévité maternelle et celle des jeunes (voir Lamb, 1977; Hansen et Price, 1995). Ainsi, les rejetons nés à la fin de la vie d'une mère ayant vécu longtemps auraient, au contraire de leur mère, une vie plutôt courte. Des corrélations phénotypiques provenant de données à long terme chez les brebis du mouflon d'Amérique seraient utiles pour tester les prédictions sur l'héritabilité de traits d'histoire de vie importants pour la valeur sélective, tels que la longévité et la masse au début de la vie.

6.4 Corrélations environnementales

Le polymorphisme, ou la co-existence de phénotypes opposés tels que "bons" et "mauvais" reproducteurs, dans une population, est expliquée par certains auteurs à travers des variations dans les pressions sélectives environnementales (Pemberton *et al.*, 1996). Alors que certains individus peuvent être de bons reproducteur en période normale, des conditions de stress environnemental, tel que la forte densité de population, peuvent

changer les pressions sélectives et favoriser les individus qui présentent des caractéristiques opposées à celles des individus qui se reproduisent normalement bien (Pemberton *et al.*, 1996). Puisque les phénotypes sont des produits des interactions entre les génotypes et l'environnement (Lessel, 1991; Partridge et Sibley, 1991), l'influence de ce dernier n'est pas à négliger lorsqu'il est question de mesurer des corrélations phénotypiques. Par ailleurs, les conditions climatiques pendant la gestation ou la première année de vie (Albon *et al.*, 1987; Gaillard *et al.*, 1993b) peuvent influencer la viabilité ou le potentiel reproducteur des progénitures. Par conséquent, des corrélations phénotypiques positives enregistrées entre des traits d'histoire de vie chez certains individus pourraient être dues à des conditions favorables, entre autres, pendant leur première année de vie. Dans la présente étude, la plupart des brebis âgées de Ram Mountain sont nées à faible densité ou à une densité intermédiaire. Il est donc possible que l'effet de l'année de naissance soit un facteur importante dans l'expression d'une masse corporelle supérieure à la norme, d'une longue vie et d'un bon potentiel de reproduction. Lorsque possible, les comparaisons entre brebis à longévité importante et celles qui sont mortes plus jeunes ont été effectuées en comparant seulement des brebis nées à faible densité. La concordance de ces résultats avec ceux de toutes les années indique que les comparaisons entre vieilles et jeunes brebis reflètent des différences qui ont également des composantes individuelles, indépendamment de l'année de naissance.

6.5 Portée des résultats

Les résultats présentés dans ce travail ont non seulement une portée immédiate pour la continuité des travaux de Ram Mountain, mais ils occupent aussi une place importante au niveau des connaissances générales sur les stratégies d'adaptation vitale chez les grands mammifères. Les travaux futurs découlant de cette étude pourraient porter sur des approches plus approfondies à propos des conséquences des différences en qualité individuelle, tant au niveau de la masse corporelle qu'au niveau du potentiel de longévité,

sur le succès reproducteur total des brebis. Les coûts différentiels de reproduction en fonction du sexe du jeune pourraient être étudiés par rapport à ces différences individuelles. Des études de l'héritabilité des traits phénotypiques entre les mères et leurs filles pourraient également être menées pour déterminer l'impact de l'âge maternel sur la qualité des agnelles. De telles recherches pourraient comparer la longévité entre agnelles nées de mères mortes avant 10 ans et celle d'agnelles nées de mères ayant vécu longtemps. De plus, il serait possible de vérifier l'impact de l'âge maternel sur la qualité des agnelles en comparant celles qui seraient nées au début de la vie de brebis ayant vécu longtemps à celles qui seraient nées à la fin de la vie de ces brebis.

Par l'intermédiaire de variables phénotypiques, ayant le potentiel de caractériser la qualité individuelle ainsi que la valeur sélective, cette étude a déterminé l'importance de certains traits d'histoire de vie en ce qui a trait au succès reproducteur; elle a aussi déterminé s'il existait des compromis à long ou court terme entre différentes composantes de la valeur sélective (traits d'histoire de vie). Les possibilités de recherches futures suite à ce travail sont encore nombreuses et toutes très importantes pour l'avancement des connaissances dans le domaine des stratégies d'adaptation vitale.

CONCLUSION

Il existe très peu d'études sur les stratégies d'adaptation vitale des mammifères à longue espérance de vie, observés dans leur habitat naturel. Bien que plusieurs théories prédisent les effets de l'âge sur le succès reproducteur, la présente étude est une des rares pouvant tester ces effets chez de vieux individus. Ainsi, les résultats ont démontré que, contrairement à la plupart des énoncés théoriques, l'effort de reproduction chez les brebis du mouflon d'Amérique diminue à la fin de la vie chez celles qui vivent très longtemps, et que ceci peut être expliqué à travers les mêmes causes évolutives que la sénescence reproductive. Les résultats présentés dans ce travail pourront servir à mieux cibler les effets du vieillissement sur le potentiel de reproduction en fonction de l'âge chez les grands mammifères. Les résultats de cette recherche ont également souligné l'importance, dans le contexte d'études de stratégies de reproduction, de recueillir des données à long terme sur des individus marqués.

Nous avons décelé des sous-populations phénotypiques qui varient en fonction de leur potentiel de reproduction et de leur potentiel de longévité. Cet aspect d'hétérogénéité doit être considéré dans de futures études afin de bien contrôler les variations individuelles qui agissent au niveau de la valeur sélective. Les résultats découlant de ce travail permettront de poursuivre, sous une nouvelle optique, les analyses des coûts de la reproduction et ce, en tenant compte de la différence en qualité individuelle qui sont reflétées dans le potentiel de longévité. L'effort de reproduction est un concept très difficile à tester, mais il a néanmoins été possible de démontrer que les brebis à longévité importante connaissent une diminution de l'effort de reproduction en fonction de l'âge. Puisque ces résultats sont contraires à la plupart des théories, ils démontrent l'importance de documenter la répartition de l'énergie des individus au cours de leur vie afin de bien prédire comment ils consacrent cette énergie à la reproduction en fonction de leur âge et de leur condition corporelle.

Les différentes facettes de ce projet de recherche ont donc réussi à réconcilier des concepts associés à la reproduction à la fin de la vie chez les brebis du mouflon d'Amérique. Ces travaux contribuent à expliquer l'influence relative de certains facteurs au niveau du succès reproducteur des individus et ils servent d'introduction pour une suite d'études qui pourront être axées sur l'importance des différences individuelles dans la détermination de la valeur sélective.

BIBLIOGRAPHIE

ABBOTT, M. J., D. E. ULLREY, P. K. KU, S. M. SCHMITT, D. R. ROMSOS et H. A. TUCKER. 1984. Effect of photoperiod on growth and fat accretion in white-tailed doe fawns. *J. Wildl. Manage.* 48: 776-787.

ADAMCZEWSKI, J. Z., C. C. GATES, R. J. HUDSON et M. A. PRICE. 1987. Seasonal changes in body composition of mature female caribou and calves (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on an arctic island with limited winter resources. *Can. J. Zool.* 65: 1149-1157.

ADAMCZEWSKI, J. Z., R. J. HUDSON et C. C. GATES. 1993. Winter energy balance and activity of female caribou on Coats Island, Northwest Territories: the relative importance of foraging and body reserves. *Can. J. Zool.* 71: 1221-1229

ADELMAN, R. C. et G. S. ROTH. 1982. Testing the theories of aging. CRC Press, Boca Raton, 294 p.

AGYEMANG, K. 1992. Adjustment of birth weight for weighing age and relationship of standardized birth weight with early mortality in N'Dama calves under traditional husbandry systems in the Gambia. *Anim. Prod.* 55: 301-308.

ALBON, S. D., T. H. CLUTTON-BROCK et F. E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. density-independent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56: 69-81.

ALBON, S. D., B. MITCHELL, B. J. HUBY et D. BROWN. 1986. Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool.* 209: 447-460.

ALBON, S. D., B. MITCHELL et B. W. STAINES. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density dependent relationship. *J. Anim. Ecol.* 52: 969-980.

ALTMANN, J., G. HAUSFATER et S. A. ALTMANN. 1988. Determinants of reproductive success in savannah baboons, *Papio cynocephalus*. Pp. 403-418 dans *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Éditeur: T. H. Clutton-Brock. University of Chicago Press, Chicago, 538 p.

ANDERSON, J. L. et R. BOONSTRA. 1979. Some aspects of reproduction in the vole *Microtus townsendii*. *Can. J. Zool.* 57: 18-24.

ARNOULD, J. P. Y. 1995. Indices of body condition and body composition in female antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). Mar. Mamm. Sci. 11: 301-313.

ATKINSON, S. N. et M. A. RAMSAY. 1995. The effects of prolonged fasting of the body composition and reproductive success of female Polar Bears (*Ursus maritimus*). Funct. Ecol. 9:559-567.

BAKER, S. R., C. BARRETTE et M. O. HAMMILL. 1995. Mass transfer during lactation of an ice-breeding pinniped, the grey seal (*Halichoerus grypus*), in Nova Scotia, Canada. J. Zool. 236: 531-542.

BANDY, P. J., I. MCT. COWAN et A. J. WOOD. 1970. Comparative growth in four races of black-tailed deer. Part I: growth in body weight. Can. J. Zool. 48: 1401-1410.

BARRETTE, C. et D. VANDAL. 1990. Sparring and access to food in female caribou in the winter. Anim. Behav. 40: 1183-1184.

BEAUDRY, J.-R. 1985. Génétique générale. Décarie, Québec, 501 p.

BELL, G. et V. KOUFOPANOU. 1986. The cost of reproduction. Oxford Surv. Evol. Biol. 3: 83-131.

BERCOVITCH, F. B. et J. D. BERARD. 1993. Life history costs and consequences of rapid reproductive maturation in female rhesus macaques. Behav. Ecol. Sociobiol. 32: 103-109.

BERGER, J. 1979. Weaning conflict in desert and mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): an ecological interpretation. Z. Tierpsychol. 50: 188-200.

BERGER, J. 1986. Wild horses of the Great Basin: social competition and population size. University of Chicago Press, Chicago, 173 p.

BERGER, J. 1992. Facilitaion of reproductive synchrony by gestation adjustment in gregarious mammals: a new hypothesis. Ecology, 73: 323-329.

BERRIGAN, D., E. L. CHARNOV, A. PURVIS et P.H. HARVEY. 1993. Phylogenetic contrasts and the evolution of mammalian life histories. Evol. Ecol. 7: 270-278.

BÉRUBÉ, C. H., M. FESTA-BIANCHET et J. T. JORGENSEN. 1996. Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. Behav. Ecol. 7: 60-68.

BLUNT, F. M., H. A. DAWSON et E. T. THORNE. 1977. Birth weights and gestation in a captive Rocky mountain bighorn sheep. J. Mamm. 58: 106.

BOCQUIER, F., G. KANN et M. THÉRIEZ. 1990. Relationships between secretory patterns of growth hormone, prolactin and body reserves and milk yield in dairy ewes under different photoperiod and feeding conditions. Anim. Prod. 51: 115-125.

BON, R., M. DARDAILLON et I. ESTEVEZ. 1993. Mating and lambing periods as related to age of female mouflon. J. Mamm. 74: 752-757.

BOONSTRA, R. 1994. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. Evol. Ecol. 8: 196-219.

BOWEN, W. D., O. T. OFTEDAL, D. J. BONESS et S. J. IVERSON. 1994. The effects of maternal age and other factors on birth mass in the harbour seal. Can. J. Zool. 72: 8-14.

BOYCE, M. S. et C. M. PERRINS. 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment. Ecology, 68: 142-153.

BOYD, I. L. 1984. The relationship between body condition and the timing of implantation in Grey seals (*Halichoerus grypus*). J. Zool. 203: 113-123.

BOYD, I. L., J. P. CROXALL, N. J. LUNN et K. REID. 1995. Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. J. Anim. Ecol. 64: 505-518.

BUNNELL, F. L. 1980. Factors controlling lambing period of Dall's sheep. Can. J. Zool. 58: 1027-1031.

BUNNELL, F. L. 1982. The lambing period of mountain sheep: synthesis, hypotheses, and tests. Can J. Zool. 60: 1-14.

BURNHAM, K. P. et E. A. REXSTAD. 1993. Modeling heterogeneity in survival rates of banded waterfowl. Biometrics, 49:1194-1208.

BYERS, J. A. et J. D. MOODIE. 1990. Sex-specific maternal investment in pronghorn, and the question of a limit on differential provisioning in ungulates. Behav. Ecol. Sociobiol. 26: 157-164.

CALEY, M. J. et T. D. NUDDS. 1987. Sex ratio adjustment in *Odocoileus*: does local resources competition play a role? Am. Nat. 129: 452-457.

- CAMERON, R. D., W. T. SMITH, S. G. FANCY et K. L. GERHART. 1993. Calving success of female caribou in relation to body weight. *Can. J. Zool.* 71: 480-486.
- CHAN-MCLEOD, A. C. A., R. G. WHITE et D. F. HOLLOMAN. 1994. Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. *Can. J. Zool.* 72: 938-947.
- CHARLESWORTH, B. 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press, Cambridge, 287 p.
- CHARLESWORTH, B. et J. A. LEON. 1976. The relation of reproductive effort to age. *Am. Nat.* 110: 449-459.
- CLARK, A. B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a Promisian primate. *Science*, 201: 163-165.
- CLARK, D. R. 1970. Age-specific "reproductive effort" in the worm snake *Carphophis vermis* (Kenicott). *Trans. Kansas Acad. Sci.* 3: 20-24.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am. Nat.* 123: 212-229.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1988. Reproductive success. Pp. 472-485 dans *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Éditeur: T. H. Clutton-Brock. University of Chicago Press Chicago, 538 p.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, New Jersey, 352 p.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON, R. M. GIBSON et F. E. GUINNESS. 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.* 27: 211-225.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON et F. E. GUINNESS. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature*, 313: 131-133.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON et F. E. GUINNESS. 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.* 34: 460-471.

- CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS et S. D. ALBON. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago, 378 p.
- CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS et S. D. ALBON. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.* 52: 367-383.
- CLUTTON-BROCK, T. H. et G. R. IASON. 1986. Sex ratio variation in mammals. *Quart. Rev. Biol.* 61: 339-374.
- CLUTTON-BROCK, T. H., M. MAJOR et S. D. ALBON. 1987. Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. *J. Anim. Ecol.* 56: 53-67.
- CLUTTON-BROCK, T. H., O. F. PRICE, S. D. ALBON et P. A. JEWELL. 1992. Early development and population fluctuations in Soay sheep. *J. Anim. Ecol.* 61: 381-396.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 183: 1156-1164.
- COMFORT, A. 1964. Ageing: the biology of senescence. Holt, Rinehart and Winston, inc, New York, 365 p.
- COOCH, E. G., D. B. LANK, A. DZUBIN, R. F. ROCKWELL et F. COOKE. 1991. Body size variation in lesser snow geese: environmental plasticity in gosling growth rates. *Ecology*: 72: 503-512.
- COULSON, J. C. et G. HICKLING. 1961. Variation in the secondary sex-ratio of the grey seal *Halichoerus grypus* during the breeding season. *Nature*, 190: 281.
- COULSON, J. C. et C. THOMAS. 1985. Differences in the breeding performance of individual kittiwake gulls, *Rissa tridactyla* (L.). Pp. 489-503 dans *Behavioral ecology*. Éditeurs: R. M. Sibley et R. H. Smith. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CRÊTE, M. et J. HUOT. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Can. J. Zool.* 71: 2291-2296.
- DARK, J. et I. ZUCKER. 1983. Short photoperiods reduce winter energy requirements of the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Physiol. Behav.* 31: 699-702.
- DARK, J., I. ZUCKER et G. N. WADE. 1983. Photoperiodic regulation of body mass, food intake, and reproduction in meadow voles. *Am. J. Physiol.* 245: R334-R338.

- DEFORGE, J. R. 1976. Stress: is it limiting bighorns? Desert Bighorn Counc. Trans. 19: 30-31.
- DEUTSCH, C. J., M. P. HALEY et B. J. LE BOEUF. 1990. Reproductive effort of male northern elephant seals: estimates from mass loss. Can. J. Zool. 68: 2580-2593.
- DOBSON, F. S. et J. O. MURIE. 1987. Interpretation of intraspecific life history patterns: evidence from Columbian ground squirrels. Am. Nat. 129: 382-397.
- ECCLES, T. R. et D. M. SHACKLETON. 1986. Correlates and consequences of social status in female bighorn sheep. Anim. Behav. 34: 1392-1401.
- EDNEY, E. B. et R. W. GILT. 1968. Evolution of senescence and specific longevity. Nature, 220: 281-282.
- EISENBERG, J. F. 1981. The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. University of Chicago Press, Chicago, 610 p.
- EKMAN, J. et C. ASKENMO, 1986. Reproductive cost, age-specific survival and a comparison of the reproductive strategy in two european tits (Genus *Parus*). Evolution, 40: 159-168.
- ENS, B. J., M. KERSTEN, A. BRENNINKMEIJER et J. B. HULSCHER. 1992. Territory quality, parental effort and reproductive success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). J. Anim. Ecol. 61: 703-715.
- ESTES, R. D. 1976. The significance of breeding synchrony in wildebeest. East Afr. Wildl. J. 14: 135-152.
- FAGEN, R. M. 1972. An optimal life-history strategy in which reproductive effort decreases with age. Am. Nat. 106: 258-261.
- FAIRBAIRN, D. J. 1977. Why breed early? A study of reproduction tactics in *Peromyscus*. Can. J. Zool. 55: 862-871.
- FAIRBANKS, W. S. 1993. Birthdate, birthweight, and survival in pronghorn fawns. J. Mamm. 74: 129-135.
- FALCONER, D. S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman, London, 352 p.
- FARNER, D. S. 1985. Annual rythms. Ann. Rev. Physiol. 47:65-82.

FESTA-BIANCHET, M. 1988b. Age-specific reproduction of bighorn ewes in Alberta, Canada. *J. Mamm.* 69: 159-160.

FESTA-BIANCHET, M. 1988c. A pneumonia epizootic in bighorn sheep, with comments on preventive management. *Symp. N. Wild Sheep Goat Coun.* 6: 66-76.

FESTA-BIANCHET, M. 1988a. Birthdate and survival in bighorn lambs (*Ovis canadensis*). *J. Zool.* 214: 653-661.

FESTA-BIANCHET, M. 1988d. Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Anim. Behav.* 36: 1445-1454.

FESTA-BIANCHET, M. 1989. Individual differences, parasites, and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *J. Anim. Ecol.* 58: 785-795.

FESTA-BIANCHET, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42: 71-82.

FESTA-BIANCHET, M. 1996. Offspring sex ratio studies of mammals: does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results? *Écoscience*, 3: 42-44.

FESTA-BIANCHET, M., J. T. JORGENSEN, C. H. BÉRUBÉ, C. PORTIER et W. D. WISHART. Sous presse. Body mass and survival in bighorn sheep. *Can. J. Zool.*

FESTA-BIANCHET, M., J. T. JORGENSEN, W. J. KING, K. G. SMITH et W. D. WISHART. 1996. The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 74: 330-342.

FESTA-BIANCHET, M., J. T. JORGENSEN, M. LUCHERINI et W. D. WISHART. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology*, 76: 871-881.

FESTA-BIANCHET, M., J. T. JORGENSEN et W. D. WISHART. 1994. Early weaning in bighorn sheep, *Ovis canadensis*, affects growth of males but not of females. *Behav. Ecol.* 5: 21-27.

FISHER, R. A. 1958. The genetical theory of natural selection. Dover Publishing, New York, 291 p.

- FORSLUND, P. et T. PÄRT. 1995. Age and reproduction in birds - hypotheses and tests. *Trend Ecol. Evol.* 10: 374-378.
- FOWLER, C. W. 1981. Comparative population dynamics in large mammals. Pp. 437-455 dans *Dynamics of large mammal population*. Éditeurs: C. W. Fowler et T. D. Smith. John Wiley & Sons, New York, 477 p.
- FRANZMANN, A. W., R. E LERESCHE, R. A. RAUSCH et J. L. OLDMEYER. 1978. Alaskan moose measurements and weights and measurement-weight relationships. *Can. J. Zool.* 56: 298-306.
- GADGIL, M. et W. H. BOSSERT. 1970. Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.* 104: 1-24.
- GAILLARD, J.-M., D. ALLAINÉ, D. PONTIER, N. G. YOCCOZ et D. E. L. PROMISLOW. 1994. Senescence in natural populations of mammals: a reanalysis. *Evolution*, 48: 509-516.
- GAILLARD, J.-M., D. DELORME et J. M. JULLIEN. 1993b. Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia*, 94: 57-61.
- GAILLARD, J.-M., D. DELORME, J. M. JULLIEN et D. TATIN. 1993a. Timing and synchrony of births in roe deer. *J. Mamm.* 74: 738-744.
- GAILLARD, J.-M., A. J. SEMPÉRÉ, J.-M. BOUTIN, G. VAN LAERE et B. BOISAUBERT. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70: 1541-1545.
- GARCIA, P. F. J., M. S. MERKLE et R. M. R. BARCLAY. 1993. Energy allocation to reproduction and maintenance in mountain bluebirds (*Sialia currucoides*): a food supplementation experiment. *Can J. Zool.* 71: 2352-2357.
- GEIST, V. 1971. Mountain sheep: a study in behavior and evolution. University of Chicago Press, Chicago, 383 p.
- GITTLEMAN, J. L. et S. D. THOMPSON. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *Am. Zool.* 28: 863-875.
- GOMENDIO, M., T. H. CLUTTON-BROCK, S. D. ALBON, F. E. GUINNESS et M. J. SIMPSON. 1990. Mammalian sex ratios and variation in costs of rearing sons and daughters. *Nature*, 343: 261-263.

GOSLER, A. G., J. J. D. GREENWOOD et C. PERRINS. 1995. Predation risk and the cost of being fat. *Nature*. 377: 621-623.

GRAFEN, A. 1988. On the uses of data on lifetime reproductive success. Pp. 454-470 dans *Reproductive success : studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Éditeur: T. H. Clutton-Brock. University of Chicago Press, Chicago, 538 p.

GREEN, W. C. H. 1990. Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): do older mothers try harder? *Behav. Ecol.* 1: 148-160.

GREEN, W. C. H. et A. ROTHSTEIN. 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia*, 86: 521-527.

GREEN, W. C. H. et A. ROTHSTEIN. 1993b. Asynchronous parturition in bison: implications for the hider-follower dichotomy. *J. Mamm.* 74: 920-925.

GREEN, W. C. H. et A. ROTHSTEIN. 1993a. Persistent influences of birth date on dominance, growth and reproductive success in bison. *J. Zool.* 230: 177-186.

GRIMINGER, P. 1986. Lipid metabolism. Pp. 345-358 dans *Avian physiology*. Éditeur: P.D. Sturkie. Springer-Verlag, New York.

GRUBB, P. 1974. Population dynamics of the Soay sheep. Pp. 242-272 dans *Island survivors: the ecology of the Soay sheep of St Kilda*. Éditeurs: P. A. Jewell, C. Milner et J. Morton Boyd. The Athlone Press, University of London, 386 p.

GUINNESS, F. E., T. H. CLUTTON-BROCK et S. D. ALBON. 1978a. Factors affecting calf mortality in red deer. *J. Anim. Ecol.* 47: 817-832.

GUINNESS, F. E., R. M. GIBSON et T. H. CLUTTON-BROCK. 1978b. Calving times of red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *J. Zool.* 185: 105-114.

GUSTAFSSON, L. et T. PÄRT. 1990. Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. *Nature*, 347: 279-281.

GUSTAFSSON, L. et W. J. SUTHERLAND. 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335: 813-815.

HAMILTON, W. D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.* 12: 12-45.

- HAMILTON, W. J. et K. L. BLAXTER. 1980. Reproduction in farmed red deer. 1. Hind and stag fertility. J. Agric. Sci. 95:261-273.
- HANSEN, T. F. et D. K. PRICE. 1995. Good genes and old age: do old mates provide superior genes? J. Evol. Biol. 759-778.
- HARE, J. F. et J. O. MURIE. 1992. Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in columbian ground squirrels. J. Mammal. 73: 449-454.
- HARVEY, P. H., A. F. READ et D.E.L. PROMISLOW. 1989. Life history variation in placental mammals: unifying the data with theory. Oxford Survey Evol. Biol. 6: 13-32.
- HASS, C. C. 1991. Social status in female bighorn sheep (*Ovis canadensis*): expression, development and reproductive correlates. J. Zool. 225: 509-523.
- HIRSHFIELD, M. F. et D. W. TINKLE. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 72: 2227-2231.
- HOGG, J. T. 1984. Mating in bighorn sheep: multiple creative male strategies. Science, 225: 526-529.
- HOGG, J. T. 1988. Copulatory tactics in relation to sperm competition in Rocky Mountain bighorn sheep. Behav. Ecol. Sociobiol. 22: 49-59.
- HOGG, J. T., C. C. HASS et D. A. JENNI. 1992. Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. Behav. Ecol. Sociobiol. 31: 243-251.
- HOUSTON, D. B., C. T. ROBBINS et V. STEVENS. 1989. Growth in wild and captive mountain goats. J. Mamm. 70: 412-416.
- HUGHES, K. A. 1995. The evolutionary genetics of male life-history characters in *Drosophila melanogaster*. Evolution, 49: 521-537.
- HUGHES, K. A. et B. CHARLESWORTH. 1994. A genetic analysis of senescence in *Drosophila*. Nature, 367: 64-66.
- HUMPHRIES, M. M. et S. BOUTIN. 1996. Reproductive demands and mass gains: a paradox in female red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). J. Anim. Ecol. 65: 332-338.
- IVERSON, S. J., W. D. BOWEN, D. J. BONESS et O.T. OFTEDAL. 1993. The effect of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). Physiol. Zool. 66: 61-88.

JACOBSEN, K.-O. et K. E. ERIKSTAD. 1995. An experimental study of the costs of reproduction in the kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ecology*, 76: 1636-1642.

JARVIS, U.M., M. J. O'RIAIN, N.C. BENNETT et P.W. SHERMAN. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends Ecol. Evol.* 9: 47-51.

JEFFERIES, B. C. 1961. Body condition scoring and its use in management. *Tasm. J. Agric.* 32: 19-21.

JEWELL, P. A., C. MILNER et J. MORTON BOYD. 1974. Island survivors: the ecology of the Soay sheep of St Kilda. The Athlone Press, University of London, 386 p.

JONGEJAN, G., P. ARCESE et A. R. E. SINCLAIR. 1991. Growth, size and the timing of births in an individually identified population of oribi. *Afr. J. Ecol.* 29: 340-352.

JORGENSEN, J. T., M. FESTA-BIANCHET, J.-M. GAILLARD et W. D. WISHART. Sous presse. Effects of age, sex, disease and density on survival of yearling and adult bighorn sheep. *Ecology*.

JORGENSEN, J. T., M. FESTA-BIANCHET, M. LUCHERINI et W. D. WISHART. 1993a. Effects of body size, population density and maternal characteristics on age of first reproduction in bighorn ewes. *Can. J. Zool.* 71: 2509-2517.

JORGENSEN, J. T., M. FESTA-BIANCHET et W. D. WISHART. 1993b. Harvesting bighorn sheep ewes : consequences for population size and trophy ram production. *J. Wildl. Manage.* 57: 429-435.

JORGENSEN, J. T. et W. D. WISHART. 1984. Growth rates of Rocky Mountain bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta. *Proc. Fourth Bien. Symp. North. Wild Sheep and Goat Counc.* 4: 270-284.

KELSALL, J. P. 1968. The migratory barren-ground caribou of Canada. Queen's Printer, Ottawa, 340 p.

KENT, J. P. 1992. Birth sex ratios in sheep over six lambing seasons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 151-155.

KENT, J. P. 1995. Birth sex ratios in sheep over nine lambing seasons: years 7-9 and the effects of ageing. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 101-104.

- KING, W. J., M. FESTA-BIANCHET et S. E. HATFIELD. 1991. Determinants of reproductive success in female Columbian ground squirrels. *Oecologia*, 86: 528-534.
- KLEIN, D. R. 1968. The introduction, increase, and crash of reindeer on St Matthew Island. *J. Wildl. Manage.* 32: 350-357.
- KOJOLA, I. 1993. Early maternal investment and growth in reindeer. *Can. J. Zool.* 71: 753-758.
- KOZLOWSKI, J. 1991. Optimal energy allocation models-an alternative to the concepts of reproductive effort and cost of reproduction. *Acta Oecol.* 12: 11-33.
- LAMB, M. J. 1977. *Biology of ageing*. John Wiley and Sons, New York, 184 p.
- LANSING, A. I. 1947. A transmissible, cumulative and reversible factor in aging. *J. Gerontol.* 2: 228-239.
- LAVIGUEUR, L. et C. BARRETTE. 1992. Suckling, weaning, and growth in captive woodland caribou. *Can. J. Zool.* 70: 1753-1766.
- LEADER-WILLIAMS, N. 1980. Population dynamics and mortality of reindeer introduced into South Georgia. *J. Wildl. Manage.* 44: 640-657.
- LEADER-WILLIAMS, N. 1982. Relationship between a disease, host density and mortality in a free-living deer population. *J. Anim. Ecol.* 51: 235-240.
- LEADER-WILLIAMS, N. 1988. *Reindeer on South Georgia: the ecology of an introduced population*. Cambridge University Press, Cambridge, 319 p.
- LEADER-WILLIAMS, N. et A. M. ROSSER. 1983. Ovarian characteristics and reproductive performance of reindeer, *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fert.* 67:247-256.
- LE BOEUF, B. J. et J. REITER 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. Pp. 344-361 dans *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Éditeur: T. H. Clutton-Brock. University of Chicago Press, Chicago, 538 p.
- LEE, P. C. et C. J. MOSS. 1986. Early maternal investment in male and female African elephant calves. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 353-361.
- LEGER, D. W. et I. A. DIDRICHSONS. 1994. An assessment of data pooling and some alternatives. *Anim. Behav.* 48: 823-832.

- LESSELS, C. M. 1991. The evolution of life histories. Pp. 32-68 dans Behavioural ecology: an evolutionary approach. Éditeurs: J. R. Krebs et N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 482 p.
- L'HEUREUX, N., M. LUCHERINI, M. FESTA-BIANCHET et J. T. JORGENSEN. 1995. Density-dependent mother-yearling association in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 49: 901-910.
- LOUDON, A. S. I., A. S. MCNEILLY et J. A. MILNE. 1983. Nutrition and lactational control of fertility in red deer. *Nature*, 302: 145-147.
- LOUDON, A. S. I. et P. A. RACEY. 1986. Reproductive energetics in mammals. Clarendon Press, Oxford, 371 p.
- LUNN, N. J. et I. L. BOYD. 1993. Effects of maternal age and condition on parturition and the perinatal period of Antarctic fur seals. *J. Zool.* 229: 55-67.
- LUNN, N. J., I. L. BOYD, T. BARTON et J. P. CROXALL. 1993. Factors affecting the growth rate and mass at weaning of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia. *J. Mamm.* 74: 908-919.
- MACHLIS, L., P. W. D. DODD et J. C. FENTRESS. 1985. The pooling fallacy: problems arising when individuals contribute more than one observation to the data set. *Z. Tierpsychol.* 68: 201-214.
- MANTON, K. G., E. STALLARD et J. M. VAUPEL. 1986. Alternative models for the heterogeneity of mortality risks among the aged. *J. Am. Stat. Assoc.* 84: 635-644.
- MARROW, P., J. M. MCNAMARA, A. I. HOUSTON, I. R. STEVENSON et T. H. CLUTTON-BROCK. 1996. State-dependent life history evolution in Soay sheep: dynamic modelling of reproductive scheduling. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351: 17-32.
- MAYNARD SMITH, J. 1958. The effect of temperature and of egg laying on the longevity of *Drosophila subobscura*. *J. Exp. Biol.* 35: 832-842.
- MAYNARD SMITH, J. 1980. A new theory of sexual investment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 247-251.
- MCCANN, T. S., M. A. FEDAK et J. HARWOOD. 1989. Parental investment in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 81-87.

- MCCOY, M., W. BODIE et E. TAYLOR. 1995. Fall lamb production by a California bighorn sheep. *Great Basin Naturalist*, 55: 181-182.
- MCGREW, W. C. et J. WEBSTER. 1995. Birth seasonality in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) despite constant food supply and body weight. *Primates*, 36: 241-248.
- MCNAMARA, J. M. et A. I. HOUSTON. 1996. State-dependent life histories. *Nature*, 380: 215-221.
- MEDAWAR, P. B. 1952. *An unsolved problem of biology*. H. K. Lewis & Co., London, 24 p.
- MEDINA, J. J. 1996. *The clock of ages: why we age, how we age, winding back the clock*. Cambridge University Press, New York, 332 p.
- MEIER, A. H. et J.T. BURNS. 1976. Circadian hormone rhythms in lipid regulation. *Am. Zool.* 16: 649-659.
- MERTZ, D. B. 1975. Senescent decline in flour beetle strains selected for early adult fitness. *Physiol. Zool.* 48: 1-23.
- MICHENER, G. R. 1989. Reproductive effort during gestation and lactation by Richardson's ground squirrels. *Oecologia*, 78: 77-86.
- MICHENER, G. R. et L. LOCKLEAR. 1990. Differential costs of reproductive effort for male and female Richardson's ground squirrels. *Ecology*, 71: 855-868.
- MILLAR, J. S. et G. J. HICKLING. 1991. Body size and the evolution of mammalian life histories. *Funct. Ecol.* 5: 588-593.
- MITCHELL, B. et G. A. LINCOLN. 1973. Conception dates in relation to age and condition in two populations of red deer in Scotland. *J. Zool.* 171: 141-152.
- MITCHELL, B., D. MCCOWAN et I. A. NICHOLSON. 1976. Annual cycles of body weight and condition in Scottish red deer. *J. Zool.* 180: 107-127.
- MORENO, J., R. J. COWIE, J. J. SANZ et R. S. R. WILLIAMS. 1995. Differential response by males and females to brood manipulations in the pied flycatcher: energy expenditure and nestling diet. *J. Anim. Ecol.* 64: 721-732.
- MORRIS, D. W. 1996. State-dependent life history and senescence of white-footed mice. *Écoscience*, 3: 1-6.

- MOSS, C. J. 1983. Oestrous behaviour and female choice in the African elephant. *Behaviour*, 86: 167-196.
- MUNRO, J. 1962. A study of milk yield of three strains of Scottish blackface ewes in two environments. *Anim. Prod.* 4: 203-213.
- MURIE, J. O. et F. S. DOBSON. 1987. The costs of reproduction in female columbian ground squirrels. *Oecologia*, 73: 1-6.
- NEESE, R. M. 1988. Life table tests of evolutionary theories of senescence. *Exper. Gerontol.* 23: 445-453.
- NELSON, M. E. et L. D. MECH. 1990. Weights, productivity, and mortality of old white-tailed deer. *J. Mammal.* 71: 689-691.
- NEWTON, I. 1995. The contribution of some recent research on birds to ecological understanding. *J. Anim. Ecol.* 64: 675-696.
- NEWTON, S. F. 1993. Body condition of a small passerine bird: ultrasonic assessment and significance in overwinter survival. *J. Zool.* 229: 561-580.
- NORUSIS, M. J. 1994. SPSS/PC+ Advanced Statistics Version 6.1. SPSS Inc, Chicago.
- NUR, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. 1. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53: 479-496.
- OFTEDAL, O. T. 1985. Pregnancy and lactation. Pp. 215-238 dans *Bioenergetics of wild herbivores*. Éditeurs: R. J. Hudson et R. G. White. CRC Press, Florida, 314 p.
- OZOGA, J. J. et L. J. VERME. 1981. Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. *J. Wildl. Manage.* 45: 710-715.
- OZOGA, J. J. et L. J. VERME. 1986. Relation of maternal age to fawn-rearing success in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 50: 480-486.
- PARKER, K. L., M. P. GILLINGHAM, T. A. HANLEY et C. T. ROBBINS. 1993. Seasonal patterns in body mass, body composition, and water transfer rates of free-ranging and captive black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) in Alaska. *Can. J. Zool.* 71: 1397-1404.

PARKER, G. A. et J. MAYNARD SMITH. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348: 27-33.

PÄRT, T., L. GUSTAFSSON et J. MORENO. 1992. "Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Am. Nat.* 140: 868-882.

PARTRIDGE, L. et M. FARQUHAR. 1981. Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature*, 294: 580-582.

PARTRIDGE, L. et P. H. HARVEY. 1985. Costs of reproduction. *Nature*, 316: 20.

PARTRIDGE, L. et R. SIBLEY. 1991 Constraints in the evolution of life histories. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 332: 3-13.

PAUL, A., J. KUESTER et D. PODZUWEIT. 1993. Reproductive senescence and terminal investment in female barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Salem. *Int. J. Primatol.* 14: 105-124.

PAWLINA, I. M., D. A. BOAG et F. E. ROBINSON. 1993. Population structure and changes in body mass and composition of mallards (*Anas platyrhynchos*) wintering in Edmonton, Alberta. *Can. J. Zool.* 71: 2275-2281.

PEMBERTON, J. M., S. D. ALBON, F. E. GUINNESS et T. H. CLUTTON-BROCK. 1991. Countervailing selection in different fitness components in female red deer. *Evolution*, 45: 93-103.

PEMBERTON, J. M., S. D. ALBON, F. E. GUINNESS, T. H. CLUTTON-BROCK et G. A. DOVER. 1992. Behavioral estimates of male mating success tested by DNA fingerprinting in a polygynous mammal. *Behav. Ecol.* 3: 66-75.

PEMBERTON, J. M., J. A. SMITH, T. N. COULSON, T. C. MARSHALL, J. SLATE, S. PATERSON, S. D. ALBON et T. H. CLUTTON-BROCK. 1996. The maintenance of genetic polymorphism in small island populations: large mammals in the Hebrides. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351: 745-752.

PIANKA, E. R. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109: 453-464.

PIANKA, E. R. 1976. Natural selection of optimal reproduction tactics. *Am. Zool.* 16: 775-784.

POIANI, A. 1993. Effects of clutch size manipulations on reproductive behaviour and nesting success in the cooperatively breeding Bell Miner (*Manorina melanophrys*). *Evol. Ecol.* 7: 329-356.

PROMISLOW, D. E. L. 1991. Senescence in natural populations of mammals: a comparative study. *Evolution*, 45: 1869-1887.

PROMISLOW, D. E. L. et P. H. HARVEY. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *J. Zool.* 220: 417-437.

PUGESEK, B. H. 1981. Increased reproductive effort with age in the California gull (*Larus californicus*). *Science*, 212: 822-823.

RACHLOW, J. L. et R. T. BOWYER. 1991. Interannual variation in timing and synchrony of parturition in Dall's sheep. *J. Mamm.* 72: 487-492.

RATNAYEKE, S. 1994. The behavior of postreproductive females in a wild population of toque macaques (*Macaca sinica*) in Sri Lanka. *Int. J. Primatol.* 15: 445-469.

RAVELING, D. G. 1979. The annual cycle of body composition of Canada geese with special reference to control of reproduction. *Auk*, 96: 234-252.

RÉALE, D. et P. BOUSSÈS. 1995. Effect of ewe age and high population density on the early nursing behaviour of mouflon. *Ethol. Ecol. Evol.* 7: 323-334.

REIMERS, E. 1983. Reproduction in wild reindeer in Norway. *Can. J. Zool.* 61: 211-217.

REITER, J. et B. J. LE BOEUF. 1991. Life history consequences of variation in age at primiparity in northern elephant seals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 153-160.

REITER, J., K. J. PANKEN et B. J. LE BOEUF. 1981. Female competition and reproductive success in northern elephant seals. *Anim. Behav.* 29: 670-687.

REITER, J., N. L. STINSON et B. J. LE BOEUF. 1978. Northern elephant seal development: The transition from weaning to nutritional independence. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 337-367.

REZNICK, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44: 257-267.

RHODES, Jr., O. E., J. M. NOVAK, M. H. SMITH et P. E. JOHNS. 1991. Frequency distribution of conception dates in a white-tailed deer herd. *Acta Theriol.* 36: 131-140.

- RISENHOOVER, K. L. et J. A. BAILEY. 1988. Growth rates and birthing period of bighorn sheep in low-elevation environments in Colorado. *J. Mamm.* 69: 592-597.
- ROBBINS, C. T. 1983. *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press, New York, 352 p.
- ROBERTSON A., M. HIRAIWA-HASEGAWA, S. D. ALBON et T. H. CLUTTON-BROCK. 1992. Early growth and suckling behaviour of Soay sheep in a fluctuating population. *J. Zool.* 227: 661-671.
- ROFF, D. A. 1992. *The evolution of life histories : theory and analysis*. Chapman and Hall, New York, 535 p.
- ROSE, M. R. 1983. Evolution of aging. *Rev. Biol. Res. Aging.* 1: 19-24.
- ROSE, M. R. 1984. Genetic covariation in *Drosophila* life history: untangling the data. *Am. Nat.* 123: 565-569.
- ROSE, M. R. 1991. *Evolutionary biology of aging*. Oxford University Press, New York, 221 p.
- ROSE, M. R. et B. CHARLESWORTH. 1981. Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. I. Sib analysis of adult females. *Genetics*, 97: 187-196.
- RUMPLER, W. V., M. E. ALLEN, D. E. ULLREY, R. D. EARLE, S. M. SCHMITT et T. M. COOLEY. 1987. Body composition of white-tailed deer estimated by deuterium oxide dilution. *Can. J. Zool.* 65:204-208.
- RUTBERG, A. T. 1986a. Dominance and its fitness consequences in American bison cows. *Behaviour*, 96: 62-91.
- RUTBERG, A. T. 1986b. Lactation and fetal sex ratios in American bison. *Am. Nat.* 127: 89-94.
- RUTBERG., A. T. 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *Am. Nat.* 130: 692-710.
- RYG, M., T. G. SMITH et N. A. ORITSLAND. 1990. Seasonal changes in body mass and body composition of ringed seals (*Phoca hispida*) on Svalbard. *Can. J. Zool.* 68: 470-475.

SADLEIR, R. M. F. S. 1984. Ecological consequences of lactation. *Acta Zool. Fenn.* 171: 179-182.

SAETHER, B.-E. et H. HAAGENRUD. 1983. Life history of the moose (*Alces alces*): fecundity rates in relation to age and carcass weight. *J. Mamm.* 64: 226-237.

SAETHER, B.-E. et M. HEIM. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability. *J. Anim. Ecol.* 62: 482-489.

SCHAFFER, W. M. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*, 55: 291-303.

SCHLUTER, D. et L. GUSTAFSSON. 1993. Maternal inheritance of condition and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution*, 47: 658-667.

SCHULTZ, S. R. et M. K. JOHNSON. 1995. Effects of birth date and body mass at birth on adult body mass of male white-tailed deer. *J. Mamm.* 76: 575-579.

SCHWARTZ, C. C. et K. J. HUNDERTMARK. 1993. Reproductive characteristics of Alaskan moose. *J. Wildl. Manage.* 57: 454-468.

SHACKLETON, D. M. et J. HAYWOOD. 1985. Early mother-young interactions in California bighorn sheep, *Ovis canadensis californiana*. *Can. J. Zool.* 63: 868-875.

SHACKLETON, D. M., R. G. PETERSON, J. HAYWOOD et A. BOTTRELL. 1984. Gestation period in *Ovis canadensis*. *J. Mamm.* 65: 337-338.

SILK, J. B. 1983. Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive activities. *Am. Nat.* 130: 56-66.

SIMPSON, M. J. A. et A. E. SIMPSON. 1982. Birth sex ratios and social rank in rhesus monkey mothers. *Nature*, 300: 440-441.

SINCLAIR, A. R. E. 1977. The African buffalo: a study of resource limitation of populations. Univ. Chicago Press, Chicago, 355 p.

SKOGLAND, T. 1983. The effects of density-dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia*, 60: 156-168.

SKOGLAND, T. 1984. The effects of food and maternal conditions on fetal growth and size in wild reindeer. *Rangifer*, 4: 39-46.

- SKOGLAND, T. 1988. Tooth wear by food limitation and its life-history consequences in wild reindeer. *Oikos*, 51: 238-242.
- SMALL, M. F. et D. G. SMITH. 1984. Sex differences in maternal investment by *Macaca mulatta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 313-314.
- SMITH, B. L., R. L. ROBBINS et S. H. ANDERSON. 1996. Adaptive sex ratios: another example? *J. Mammal.* 77: 818-825.
- SOKAL, R. R. et F. J. ROHLF. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York, 859 p.
- STEARNS, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-48.
- STEARNS, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York, 249 p.
- STEWART, R. E. A. 1986. Energetics of age-specific reproductive effort in female Harp seals, *Phoca groenlandica*. *J. Zool.* 208: 503-517.
- STIRLING, I. 1971. Variation in the sex ratio of newborn Weddell seals during the pupping season. *J. Mamm.* 52: 842-844.
- SUGIYAMA, Y. 1994. Age-specific birth rate and lifetime reproductive success of chimpanzees at Bossou, Guinea. *Amer. J. Primatol.* 32: 311-318.
- SYDEMAN, W. J., H. R. HUBER, S. D. EMSLIE, C. A. RIBIC et N. NUR. 1991. Age-specific weaning success of northern elephant seals in relation to previous breeding experience. *Ecology*, 72: 2204-2217.
- TAKAHATA, Y., N. KOYAMA et S. SUZUKI. 1995. Do the old aged females experience a long post-reproductive life span?: the cases of Japanese macaques and chimpanzees. *Primates*, 36: 169-180.
- TATAR, M., J. R. CAREY et J. W. VAUPEL. 1993. Long-term costs of reproduction with and without accelerated senescence in *Callosobruchus maculatus*: analysis of age-specific mortality. *Evolution*, 47: 1302-1312.
- TEMTE, J. L., M. A. BIGG et O. WIIG. 1991. Clines revisited: the timing of pupping in the harbour seal (*Phoca vitulina*). *J. Zool.* 224: 617-632.

- THOMAS, D.C. 1982. The relationship between fertility and fat reserves of Peary caribou. *Can. J. Zool.* 60:597-602.
- THOMAS, D. C. 1983. Age-specific fertility of female Columbian black-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 47: 501-506.
- THOMPSON, R. W. et J. C. TURNER. 1982. Temporal geographic variation in the lambing season of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 60: 1781-1793.
- THOULESS, C. R. et F. E. GUINNESS. 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Anim. Behav.* 34: 1166-1171.
- TINKLE, D. W. et N. F. HADLEY. 1975. Lizard reproductive effort: calorific estimates and comments on its evolution. *Ecology*, 56: 427-434.
- TRILLMICH, F. 1986. Maternal investment and sex-allocation in the Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 157-164.
- TRILLMICH, F. 1990. The behavioral ecology of maternal effort in fur seals and sea lions. *Behaviour*. 114: 3-19.
- TRIVERS, R. L. 1985. *Social Evolution*. Benjamin Cummings, California, 462 p.
- TRIVERS, R. L. et D. E. WILLARD. 1973. Natural selection of parental ability to vary sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90-92.
- TUCIC, N., D. CVETKOVIC et D. MILANOVIC. 1988. The genetic variation and covariation among fitness components in *Drosophila melanogaster* females and males. *Heredity*, 60: 55-60.
- TUOMI, J., T. HAKALA et E. HAUKIOJA. 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *Am. Zool.* 23: 25-34.
- TYLER, N. J. C. 1987. Body composition and energy balance of pregnant and non-pregnant Svalbard reindeer during winter. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 57: 203-229.
- VAN NOORDWIJK, A. J. et G. DE JONG. 1986. Acquisition and allocation of resources : their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.* 128: 137-142.

- VAN SCHAIK, C.P. et S. B. HRDY. 1991. Intensity of local resource competition shapes the relationship between maternal rank and sex ratios at birth in cercopithecine primates. *Am. Nat.* 138: 1555-1562.
- VAUPEL, J. W. et A. I. YASHIN. 1985. Heterogeneity ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. *Am. Statist.* 39:176-185.
- VERME, L. J. 1965. Reproduction studies on penned white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 29: 74-79.
- VERME, L. J. 1983. Sex ratio variation in *Odocoileus*: a critical review. *J. Wildl. Manage.* 47: 573-582.
- VERME, L. J. 1985. Progeny sex ratio relationships in deer: theoretical vs. observed. *J. Wildl. Manage.* 49: 134-136.
- VERME, L. J. et J. J. OZOGA. 1981. Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. *J. Wildl. Manage.* 45: 710-715.
- VIRGL, J. A. et F. MESSIER. 1992. Seasonal variation in body composition and morphology of adult muskrats in central Saskatchewan, Canada. *J. Zool.* 228: 461-477.
- VIRGL, J. A. et F. MESSIER. 1993. Evaluation of body size and body condition indices in muskrats. *J. Wildl. Manage.* 57: 854-860.
- WAIRIMU, S., R. J. HUDSON et M. A. PRICE. 1992. Catch-up growth of yearling wapiti stags (*Cervus elaphus*). *Can. J. Anim. Sci.* 72: 619-631.
- WATKINS, W. G., R. J. HUDSON et P. L. J. FARGEY. 1991. Compensatory growth of wapiti (*Cervus elaphus*) on aspen parkland ranges. *Can J. Zool.* 69: 1682-1688.
- WAUTERS, L. A., S. A. DE CROMBRUGGHE, N. NOUR et E. MATTHYSEN. 1995. Do female roe deer in good condition produce more sons than daughters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 189-193.
- WAUTERS, L. A. et A. A. DHONDT. 1995. Lifetime reproductive success and its correlates in female Eurasian red squirrels. *Oikos*, 72: 402-410.
- WHEELWRIGHT, N. T., J. LEARY et C. FITZGERALD. 1991. The costs of reproduction in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 69: 2540-2547.

WHITE, R. G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos*, 40: 377-384.

WHITE, T. C. R. 1993. The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals. Springer-Verlag, New York, 425 p.

WHITTEN, K. R., G. W. GARNER, F. J. MAUER et R. B. HARRIS. 1992. Productivity and early calf survival in the Porcupine caribou herd. *J. Wildl. Manage.* 56: 201-212.

WILLIAMS, G. C. 1957. Peiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11: 398-411.

WILLIAMS, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100: 687-690.

WITTER, M. S. et I. C. CUTHILL. 1993. The ecological costs of avian fat storage. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 340: 73-92.

WOLFE, L. D. et J. S. NOYES. 1981. Reproductive senescence among female Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*). *J. Mamm.* 62: 698-705.

YOUNG, R. A. 1976. Fat, energy and mammalian survival. *Am. Zool.* 16: 689-710.

ZAR, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey, 718 p.